АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII, ВЫП. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1948

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXVII | 1948 июль — август | ВЫПУСК 4

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакции Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ У STYLONYCHIA MYTILUS

Г. И. ИЗЮМОВ

Лаборатория зоологии беспозвоночных
Ленинградского государственного университета

I. Введение

Сложность и разнообразие организации инфузорий заставляет предполагать наличие у них весьма сложных процессов обмена веществ. Имеющиеся данные вполне это подтверждают. Наиболее полно изучены у инфузорий пищеварительные процессы, причем большинство работ в этой области сделано на туфельке — Paramaecium caudatum, питающейся бактериями. Сам процесс заглатывания и образования пищеварительных вакуолей был изучен еще в 80-х годах прошлого столетия Мопа (Maupas, 1888). Впоследствии Метальников [13] и Ниренштейн (Nierenstein [14]) изучили путь пищеварительной вакуоли в эндоплазме и изменение реакции в самой вакуоли. Эти же моменты весьма обстоятельно изучил Боцлер (Bozler [8]). Путь пищеварительной вакуоли в эндоплазме изучен и у некоторых других инфузорий. Запасные питательные вещества довольно подробно изучались Жинкиным [3], Барбариным [1], Манусовой [5]. Дефекация у Paramaecium caudatum изучена Догелем и Исаковой [2]. Наконец многочисленные данные (Кольцов [4], Дерби, Darby [9]) выявляют тесную зависимость физиологии инфузорий от изменений внешней среды. В то же время следует отметить, что пищеварение у хищных инфузорий остается почти не изученным. А между тем очень многие инфузории питаются или жгутиконосцами, или инфузориями других видов, и даже мелкими Metazoa (коловратки, Ostracoda).

Всех хищных инфузорий весьма грубо можно разделить на две группы. К первой относятся хищники в собственном смысле этого слова. Они активно преследуют свою добычу, причем добыча часто крупнее хищника. К этой группе относятся, например, Didinium, Spathidium, Coleps, Prorodon, Tiarina и др. Ко второй группе относятся инфузории, у которых добыча подгоняется к ротовому отверстию движением околоротовых ресничек или их гомологов. К числу таких инфузорий относятся почти все Hypotricha.

Изложенные ниже данные по пищеварительным процессам и их зависимости от изменений внешних условий относятся целиком к Hypotricha. Основным объектом изучения была Stylonychia mytilus. Однако изучались также и другие Hypotricha (Urostyla grandis, Oxytricha, Aspidisca). Эксперименты ставились в солонках или часовых стеклах, а наблюдения проводились в висячих каплях. Для изучения пути пищеварительной вакуоли в эндоплазме применялась тушь. Жир, жирные кислоты и липоиды окрашивались Sudan III, Nilblausulfat. Гликоген окрашивался по Люголю. Реакция пищеварительной вакуоли определялась по изменению оттенка при окраске красным конго. Из внешних условий учитывались температура, pH и окисляемость среды. Опытным путем выявлено, что для Stylonychia mytilus оптимальными условиями жизни являются следующие: температура 14—20° С, pH — 7,4, окисляемость 24—28 (в условных единицах). При дальнейшем изложении под оптимальными условиями понимаются именно эти условия.

II. Пища и ее заглатывание

Основной пищей Stylonychia mytilus являются мелкие инфузории из рода Cyclidium и жгутиконосцы Trachelomonas. Однако неоднократно наблюдалось заглатывание и многих других мелких инфузорий и жгутиконосцев. Все попытки культивировать Stylonychia на Paramaecium не дали положительных результатов — Stylonychia туфелек не глотает. Заглатывает Stylonychia тушь, кармин, Sudan III. Казалось бы, что выбор пищи у Stylonychia отсутствует. Но, наряду с этим, Stylonychia не заглатывает пустые панцыри Trachelomonas, хотя с токами воды панцыри могут попасть в перистом. Разная пища принимается в разных количествах. При оптимальных условиях Stylonychia заглатывает Cyclidium в среднем два раза в минуту, а Trachelomonas один раз в шесть-семь минут. Конечно эти сроки, как будет показано ниже, зависят от условий внешней среды, но, кроме того, они зависят также и от физиологического состояния Stylonychia в данный момент. После некоторого вынужденного перерыва в приеме пищи (до двух суток) первые восемь-десять экземпляров Trachelomonas Stylonychia поглощает за три-четыре минуты, т. е. три экземпляра в минуту.

В самом механизме заглатывания очень большую роль играет околоротовая спираль мембранелл. Мелкая инфузория или жгутиконосец сильным током воды, образованным быстрым движением мембранелл, подгоняется к ротовому отверстию и затем проглатывается. Весь процесс вплоть до образования пищеварительной вакуоли занимает при оптимальных условиях около 15 секунд. Таким образом, здесь, как мы видим, нет активного преследования добычи, подобно Didinium или Spathidium.

Пища других Hypotrichia весьма сходна с таковой у Stylonychia mytilus. Исключения составляют Aspidisca, питающаяся главным образом мелкими жгутиконосцами из семейства Eumonadidae и Urostyla grandis, пища которой отличается весьма большим разнообразием. С полной очевидностью можно сказать, что Urostyla grandis среди простейших является «всеядным» организмом. Пищей ей могут служить крупные бактерии, все виды жгутиконосцев, кроме колониальных, мелкие и крупные инфузории (Stylonychia, Oxytricha, Paramaecium, Glaucoma), мелкие одноклеточные водоросли, свои собственные цисты, мелкие коловратки и Ostracoda. Но, с другой стороны, как показывают опытные данные, наиболее часто Urostyla grandis делится при питании мелкими жгутиконосцами из рода Chilomonas — один раз в сутки, в то время как при питании крупными инфузориями (Paramaecium, Stylonychia) Urostyla grandis делится не чаще одного раза за двое суток.

III. Пищеварение

Пищеварительная вакуоль Stylonichia mytilus после отрыва от глотки начинает двигаться по эндоплазме, причем ее путь вполне определенный. При оптимальных условиях этот путь совершается следующим образом (рис. 1). Сперва вакуоль идет к краю тела под прямым углом к глотке, затем направляется к заднему концу тела. Эту часть пути вакуоль совершает за 12—18 минут. Достигнув заднего конца тела, вакуоль начинает двигаться к переднему концу тела, совершая эту часть пути за 40—60 минут. Затем вакуоль направляется опять к заднему концу тела, к порошице, где происходит дефекация. Этот третий отрезок пути вакуоль совершает за 55—75 минут. Весь путь вакуоль совершает приблизительно за 2 часа — 2 ч. 25 мин. Однако от этой типичной картины наблюдаются многочисленные отклонения как в характере самого пути, так и в сроках его прохождения. Прежде всего

тушь проходит на 10—15 минут скорее, чем пища. Аналогичное явление наблюдал Метальников на Paramaecium. Мелкие инфузории Cyclidium перевариваются на 10—15 минут скорее, чем Trachelomonas. Незначительные отклонения от обычного пути (рис. 2, *A*) встречаются примерно в 10—15% случаев. Удлинение пути (рис. 2, *B*) увеличивает время до трех с лишним часов. Изредка встречаются весьма простые

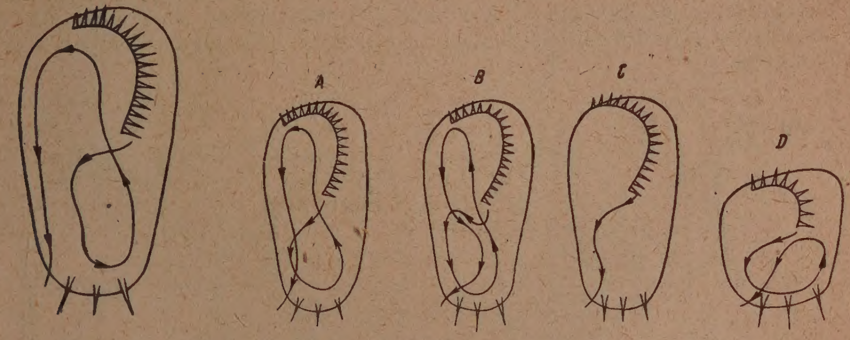


Рис. 1. Путь пищеварительной вакуоли в эндоплазме Stylonychia

Рис. 2. Изменение пути пищеварительной вакуоли в эндоплазме Stylonychia

пути вакуоли (рис. 2, *C*) с сокращением во времени до полутора часов. Уменьшение времени главным образом за счет ускорения второй половины пути наблюдается и в тех случаях, когда Stylonychia перед приемом пищи голодала.

Наконец, некоторое укорочение пути вакуоли с соответствующим сокращением времени мы видим у только что разделившейся инфузории (рис. 2, *D*). Весь путь вакуоль совершает в этом случае за 1 час — 1 ч. 10 м., причем здесь мы также видим бóльшую линейную скорость вакуоли, чем в обычных случаях, что связано с голоданием Stylonychia при делении.

Химические изменения в пищеварительной вакуоли начинаются сразу же после отрыва вакуоли от глотки. В образующейся вакуоли среда слабо щелочная. Затем pH вакуоли сразу же начинает падать и через 5—6 минут после отрыва вакуоли от глотки становится нейтральным (7,0) и затем кислым. Наиболее низкий pH (5,1) наблюдается к 15-й минуте. Затем pH начинает медленно повышаться и через час после начала пищеварения становится опять нейтральным. Дальнейшее повышение pH идет весьма медленно. При дефекации pH приблизительно равен 8,2—8,3. Таким образом, общий характер изменения реакции пищеварительной вакуоли совпадает с таковым у Paramaecium, но интервалы колебания pH у Stylonychia меньше, чем у Paramaecium.

IV. Запасные питательные вещества

Запасные питательные вещества у Stylonychia mytilus весьма разнообразны. Это прежде всего жиры, затем липоиды и гликоген. Волютин ни у Stylonychia mytilus, ни у других Hypotricha не обнаружен. Жиры обычно имеют вид капель от 10 до 35 μ в диаметре. При оптимальных условиях количество таких капель обычно достигает 12—15 (рис. 3, *A*). При голодании изменение количества жиров у всех исследованных Hypotricha сходно. Сперва крупные жировые капли распадаются на мелкие, 4—5 μ в диаметре (рис. 3, *B*). У Stylonychia mytilus этот процесс заканчивается к концу первых суток голодания. Количество образовавшихся мелких капель за счет распада крупных доходит до 80. Затем количество мелких капель начинает быстро уменьшаться. К концу вто-

рых суток голодания количество капель не превышает 40, к концу третьих суток капель уже не более 10—20; около 16% инфузорий совсем не содержат жировых капель (рис. 3, *D*). Последние следы жира у Stylonychia mytilus исчезают к концу четвертых суток голодания. Заметно также уменьшение количества жиров при делении (рис. 4). Гликоген на фиксированном материале имеет вид глыбок неправильной формы до 2,5 μ размером. Глыбки обычно более или менее правильно распределены по плазме. При голодании количество гликогена быстро уменьшается, и последние следы его исчезают к концу вторых суток голодания.

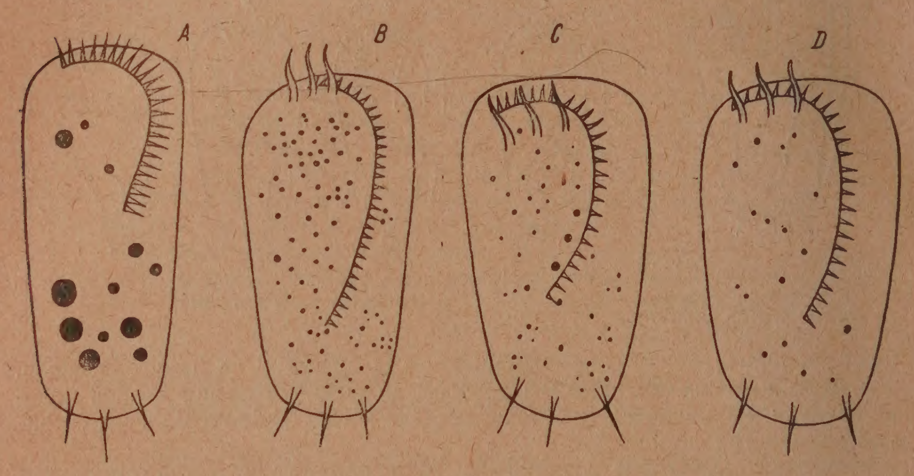


Рис. 3. Жировые запасы в норме (*A*) и при голодании: *B* — через сутки (класс 2-й); *C* — через двое суток (класс 3-й); *D* — через трое суток (класс 4-й)

Чрезвычайно интересная картина обнаружена у Stylonychia mytilus при голодании. Как уже указывалось выше, последние следы жира исчезают к концу четвертых суток голодания. Но инфузории при этом не инцистируются и не гибнут. Внешний вид их сильно меняется. Форма

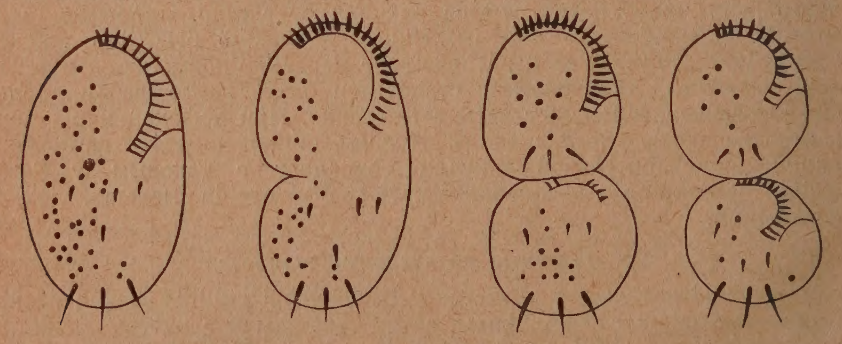


Рис. 4. Изменение количества жира при делении

тела округляется, плазма становится почти прозрачной. Движения крайне замедлены, деления не происходит. Не менее суток инфузории находятся в таком состоянии. К концу пятых суток голодания, а иногда и ранее, в плазме 95% инфузорий опять начинает появляться жир в виде очень мелких (3—5 μ), сперва немногочисленных капель (рис. 5); у 5% инфузорий этот процесс наблюдается уже на четвертые сутки.

Затем количество этих жировых капель быстро увеличивается и мелкие капельки сливаются в крупные до 15—20 μ в диаметре (рис. 6). Плазма остается совершенно прозрачной, наблюдается лишь очень медлен-

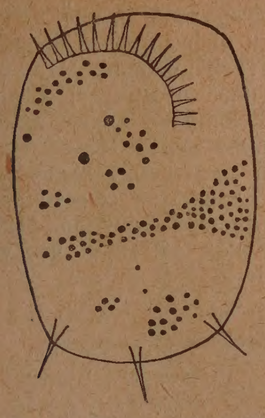


Рис. 5. Пятые сутки голодания. Накопление демаскированного жира (класс 6-й)

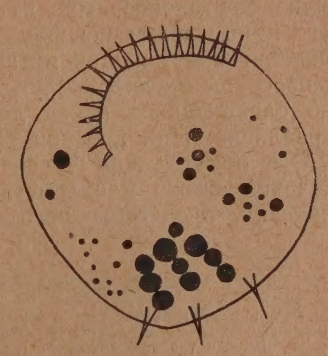


Рис. 6. Шестые сутки голодания. Дальнейшее накопление демаскированного жира (класс 7-й)

ное вращательное движение инфузорий. К концу седьмых суток голодания инфузории частью инцистируются, частью погибают.

Аналогичное демаскирование жира наблюдается у Stylonychia при конъюгации, подобно тому, как это описал Полянский [15] для Bursaria truncatella. При начальных стадиях конъюгации количество жира начинает резко уменьшаться. Распад жировой капли идет здесь так же, как и при голодании, т. е. крупная жировая капля распадается на несколько мелких. Впоследствии начинается ожирение плазмы конъюгирующих инфузорий. После расхождения эксконъюнгантов эти демаскированные жиры быстро исчезают и за счет очень интенсивного питания восстанавливается нормальный жир. Такое же ожирение при конъюгации наблюдалось у Urostila grandis.

V. Дефекация

Дефекация у Stylonychia mytilus представляет собой вполне правильный процесс. Порошица находится у заднего конца тела. Пищеварительные вакуоли перед дефекацией сливаются по несколько штук вместе. При питании Trachelomonas сливаются вместе по две-три вакуоли и соответственно выбрасываются два-три домика Trachelomonas. При питании мелкими инфузориями сливаются вместе по пять-шесть вакуолей. Сам процесс дефекации продолжается одну-полторы минуты. Дефекация повторяется при питании Trachelomonas через 18—20 минут, а при питании мелкими инфузориями через три-три с половиной минуты. Слияние вакуолей перед дефекацией, впервые обнаруженное Догель и Исаковой [2], наблюдалось и у Urostyla grandis, причем у последней сливаются вместе по шесть-восемь вакуолей, а сама дефекация при питании жгутиконосцем Chilomonas повторяется через 15—20 минут.

VI. Влияние внешних условий

Как уже неоднократно указывалось, все пищеварительные процессы находятся в непосредственной связи с внешними условиями. От изменения внешних условий зависят изменения в скорости питания, в быстроте переваривания, в характере запасных питательных веществ и,

наконец, что особенно заметно, в темпе деления, который является своего рода показателем нормального состояния инфузорий. Мы изучали действие температуры, pH среды, окисляемости среды, а также характера пищи.

1. Характер пищи. Как уже указывалось выше, Stylonychia mytilus питается главным образом мелкими инфузориями из рода Cyclidium или жгутиконосцами из рода Trachelomonas. При питании Cyclidium прием пищи совершается два раза в минуту, а дефекация через две-три минуты. При питании Trachelomonas прием пищи совершается через шесть-семь минут, а дефекация через 18—20 минут. Количество сливающихся перед дефекацией пищеварительных вакуолей также различно. При питании Cyclidium сливаются вместе пять-шесть вакуолей, а при питании Trachelomonas две-три вакуоли. Наконец, и темп деления также меняется при различном питании, что видно из сопоставления, представленного в табл. 1.

Таблица 1

Темп деления Stylonychia в зависимости от питания

Питание Cyclidium				Питание Trachelomonas				
№	Количество инфузорий			№	Количество инфузорий			
	1-й день	2-й день	3-й день		1-й день	2-й день	3-й день	4-й день
1	1	7	42	1	1	4	13	51
2	1	6	43	2	1	3	12	48
3	1	8	52	3	1	4	14	52
4	1	7	40	4	1	4	11	49
5	1	5	56	5	1	3	15	51
6	1	8	53	6	1	3	14	47
7	1	7	42	7	1	4	12	46
8	1	6	41	8	1	4	12	51
9	1	7	54	9	1	4	13	45
10	1	8	57	10	1	3	14	49

Цифровой материал показывает, что при питании мелкими инфузориями из рода Cyclidium, Stylonychia mytilus делится до трех раз в сутки, а при питании Trachelomonas — не более двух раз. В литературе имеются данные многих авторов (Бейтсель, Beitsell, 1912; Дерби, Darby [9]), указывающие на темп деления Stylonychia pustulata; но эти авторы не учитывали характера пищи, а отсюда и расхождение в цифрах. Дерби указывает средний темп деления до пяти раз в сутки при температуре 25° С, а Бейтсель — 3,2 раз в сутки при температуре 24° С.

2. Температура внешней среды является одним из важнейших условий, определяющих пищеварительные процессы и темп заглатывания. Установлены оптимум, максимум и минимум. Приводимые данные показывают влияние температуры на интервалы времени, через которые происходит заглатывание, на темп деления и накопление жиров.

При температуре в 14—16° С Stylonychia mytilus, помещенная в густую культуру инфузорий Cyclidium с оптимальными pH и окисляемостью, заглатывает Cyclidium в среднем через 35 секунд. При температуре в 7—8° С Stylonychia mytilus помещенная в густую культуру инфузорий Cyclidium при оптимальных pH и окисляемости, заглатывает Cyclidium в среднем один раз в минуту, т. е. вдвое медленнее, чем при температуре в 14—16° С, при равенстве всех прочих условий.

Соответственным образом меняется и темп деления при изменении температуры. Эксперименты ставились в часовых стеклах. Во всех вариантах pH был равен 7,4, окисляемость — 24. Питание одинаковое — густая культура Cyclidium. Из табл. 2 видно, что температурный оптимум равен 15—16° С, минимум около 3—5° С, а максимум около 30° С.

Таблица 2

Влияние температуры на темп деления Stylonychia mytilus

Температура °C															
3—5				7—8			15—16			23—24			29—30		
Количество инфузорий на 1-й, 2-й, 3-й, 4-й день															
1-й день	2-й	3-й	4-й	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й
1	1	1	2	1	5	25	1	7	42	1	6	29	1	4	15
1	1	2	2	1	6	28	1	6	43	1	7	38	1	3	13
1	2	3	3	1	4	26	1	7	40	1	5	32	1	5	17
1	1	2	2	1	7	36	1	8	52	1	6	34	1	4	16
1	1	1	1	1	6	32	1	8	53	1	5	32	1	4	17
1	1	1	2	1	4	29	1	7	42	1	6	40	1	4	15
1	2	2	2	1	5	29	1	6	41	1	7	41	1	5	17
1	1	1	2	1	4	27	1	7	54	1	6	38	1	4	16
1	1	1	2	1	5	33	1	8	37	1	7	40	1	5	19
1	1	1	1	1	6	37	1	7	40	1	6	32	1	5	19

Понижение температуры ниже оптимума замедляет движение Stylonychia. Количество жира при этом, несмотря на замедление приема пищи, увеличивается. Если при температуре 12—14° С количество жировых капель равно 10—12, причем каждая имеет 20—25 μ в диаметре, то при температуре 6—7° С число жировых капель таких же размеров превышает 20 (рис. 7, *A*), а при температуре 3—4° С таких капель уже около 30 (рис. 7, *B*). Очевидно, жировые запасы у Stylonychia являются основным источником энергии для движения, и в данном случае сильное замедление движения ведет к меньшему расходу жиров.

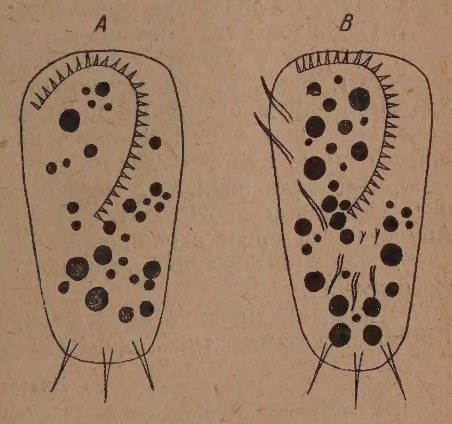


Рис. 7. Изменение количества жира при понижении температуры

3. **Влияние окисляемости среды.** Окисляемость среды является показателем количества органических веществ в среде. Определялась окисляемость следующим образом: к 10 см³ среды прибавляется 90 см³ дестиллированной воды и 5 см³ 25% раствора H_2SO_4; прибавляется 10 см³ сантинормального раствора $KMnO_4$; раствор кипятится 10 минут, считая с момента появления первого пузырька; не давая раствору остыть, к нему добавляют 10 см³ сантинормального раствора $Na_2C_2O_4$; обесцветившийся раствор титруется сантинормальным раствором $KMnO_4$ до первых следов розовой окраски. Количество кубических миллиметров раствора, употребленного на титрование, принимается за условную цифру, характеризующую окисляемость.

Большое количество органических веществ в среде оказывается гибельным для Stylonychia. Это, несомненно, является причиной отсутствия Stylonychia в водоемах с гниющими органическими веществами, несмотря на наличие в этих водоемах большого количества пищи.

Из табл. 3 видно, что оптимум окисляемости среды для Stylonychia mytilus лежит в пределах 24—28, т. е. по сравнению с другими инфузориями весьма не велик.

Таблица 3

Влияние окисляемости среды на темп деления инфузорий

Окисляемость																							
24—28			30									33—34							36—37			40	
Количество Stylonychia на]																							
1-й день	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	1-й	2-й	3 й	1-й	2-й
1	5	25	1	1	2	4	4	7	8	15	—	1	2	2	2	3	4	4	1	—	—	1	—
1	6	28	1	2	4	6	8	11	17	28	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2	—	1	—
1	4	26	1	2	4	7	7	12	15	28	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—
1	7	36	1	1	2	4	6	8	16	31	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—
1	6	32	1	1	2	4	4	8	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—
1	4	29	1	1	2	4	4	7	13	27	—	1	1	1	2	2	2	4	1	1	—	1	—
1	4	27	1	1	2	4	5	7	12	16	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2	—	1	—
1	5	33	1	1	2	3	5	6	11	21	—	1	1	1	2	2	2	4	1	—	—	1	—
1	5	29	1	2	3	7	8	12	16	27	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	6	37	1	1	2	4	5	8	13	16	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Выводы

1. Stylonychia mytilus относится к числу хищных инфузорий, не преследующих активно свою добычу, а заглатывающих ее при помощи тока воды, создаваемого движением околоротовых цирр.

2. Основной пищей их являются мелкие инфузории и жгутиконосцы.

3. Реакция в образующейся пищеварительной вакуоли слабо щелочная (7,3), затем pH падает до 5,1, а после этого опять повышается до 8,3. Весь пищеварительный цикл занимает от 2 до 2,5 часа.

4. Основным запасным питательным веществом Stylonychia является жир. Меньше имеется гликогена.

5. При голодании жир исчезает через четверо суток. При дальнейшем голодании происходит ожирение плазмы голодающей инфузории. Аналогичный процесс ожирения наблюдается и при конъюгации.

6. Перед дефекацией несколько пищеварительных вакуолей сливаются вместе.

7. Показано влияние на пищеварительные процессы и темп деления Stylonychia температуры, окисляемости среды и характера пищи.

Литература

1. Барбарин В., Факторы, определяющие баланс жира и гликогена у Paramaecium caudatum, Биологический журнал, т. IV, 1937.—2. Догель В. А., Исакова М. М. и Стрелков А. А., Влияние солей на пищеварительные процессы у инфузорий, Тр. Отд. с.-х. микробиологии, т. III, 1928.—3. Жинкин Л., Жир и причина его образования у инфузорий Stentor polymorphus, Тр. Петергофского естеств.-научного ин-та, № 6, 199, 1929.—4. Кольцов Н. Н., Сборник «Организация клетки», Медгиз, 1936.—5. Манусова М., Сезонные изменения жира и гликогена в природных условиях у инфузорий, Зоологический журнал, т. XVIII, 1939.—6. Полянский Ю. И., О жизненных циклах простейших, Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. Герцена, т. XXX, 1940.—7. Помряскинская Н. А., Наблюдения над цистами брюхоресничной инфузории Oxytricha hymenostomata, Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. Герцена, т. XXX, 1940.—8. Bozler E., Ueber die Morphologie der Ernährungsorganellen und die Physiologie der Nahrungsaufnahme bei Paramaecium caudatum, Arch. Protist., Bd. 49, 1924.—9. Darby H. H., The experimental production of life cycles in ciliates, Journ. Exp. Biol., 7, 1930.—10. Enriques P., La coniugazione e il differenziamento sesude negli Infusori, Arch. Protist., 9, 1907.—11. Johnson W. H., Isolation of Glaucoma ficaria Kahl in bacteria free culturs and growth in relation to the Ph of the media, Arch. Protist., 86, 1935.—12. Lund B. L., The toxic action of KCN and its relation to the state of nutrition and age of the cell as shown by Paramaecium and Didinium, Biol. Bull., vol. 35, 1918.—13. Metalnikoff S., Contribution a l'étude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires, Arch. Zool. exp., vol. 9, 1912.—14. Nierenstein E., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten, Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5, 1925.—15. Poljansky G. J., Geschlechtsprocesse bei Bursaria truncatella, Arch. Protist., 81, 1934.—16. Richards O. W., The growth of the Protozoa, Protozoa in biological Research, 1941.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4



ГЕРМАФРОДИТИЗМ У ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ВШЕЙ (PEDICULUS HUMANUS)

О. В. КОЗУЛИНА

Московский областной институт эпидемиологии, микробиологии и инфекционных болезней им. И. И. Мечникова

При массовом разведении вшей в лаборатории энтомологии Московского института им. Мечникова в течение 1943—1947 гг. нам пришлось иметь дело с очень большим лабораторным материалом по платяным вшам — Pediculus humanus corporis, доходившим до 2—2,5 млн. особей одновременно.

В процессе работы при просмотре небольших партий вшей (до 1000 особей) нам изредка попадались гермафродиты, но по началу мы этому явлению не уделяли должного внимания. Весной 1947 г. при постановке очередных опытов и вскрытий большого количества особей нами были обнаружены гермафродиты в таком количестве, на которое уже нельзя было не обратить внимания (например, шесть гермафродитов из 100 вшей). При просмотре общего материала были также обнаружены гермафродиты, притом не только среди взрослых особей, но и среди личинок III стадии развития.

У насекомых с резко выраженным половым различием гермафродитизм, повидимому, весьма редкое явление [например, у Lepidoptera гермафродиты встречаются 1 на 30 000 (по Шпейеру, Speyer)]. Между тем как у «диких», так и воспитываемых в лабораторных условиях платяных вшей, по наблюдениям Кейлина и Нутталя (Keilin a. Nuttall [5]), встречается до 8,5% гермафродитов, а среди потомства от скрещивания Pediculus humanus capitis с Pediculus humanus corporis даже до 12—20%.

Гермафродитизм у вшей был впервые отмечен Сикорой (Sikora [6]). Среди своего материала состоявшего как из «диких», так и из воспитываемых на себе вшей, она обнаружила 70 гермафродитов, о которых сообщает только, что они будут подвергнуты обработке; последующего описания данного материала нам не удалось найти. Кейлин и Нутталь указывали, что Сикора больше ничего не сообщила о найденных ею гермафродитах. Они сами [5] описали 155 экземпляров гермафродитов вшей: 32 экземпляра были найдены в некоторых партиях из числа собранных непосредственно с людей в Восточной Африке и в Австралии, а также в одной партии вшей лабораторного разведения и 123 гермафродита были обнаружены в лаборатории Бэкота (Bacot) при скрещивании capitis с corporis в лабораторной обстановке и воспитании помеси до третьего поколения.

Так как вши были зафиксированы спиртом, то Кейлин и Нутталь в основном изучали внешние признаки гермафродитов, а внутреннее строение половой системы они могли видеть только на просветленных кедровым маслом препаратах.

Работая в энтомологической лаборатории, в которой производилось массовое разведение вшей, мы имели возможность при осмотре столь обильного материала выделять ненормальных по своему строению вшей. Кроме того, производилось вскрытие вшей в разных стадиях превращения для целей другой работы; при этом встречались также гермафродитные особи. Эти данные и послужили материалом для излагаемой работы.

Гермафродиты Pediculus humanus довольно ясно отличаются по внешнему виду от нормальных вшей: на брюшке почти всегда присутствуют парные темные поперечные полоски из утолщенного хитина, от довольно правильных до еле заметных, или неправильной формы, или фрагментированные. Этот признак нормально встречается только у самца. Первая пара ног типа самца, т. е. более сильно развита. Лапка с большим серповидным коготком и ясно выраженным подвижным паль-

цем; поэтому она выглядит как клешня. Третья пара ног в большинстве случаев типа самки, т. е. на внутренней стороне бедра имеется шиповидный вырост.

Конец брюшка заканчивается двумя латеральными лопастями, как у нормальной самки; иногда эти лопасти асимметричны или деформированы (рис. 1).

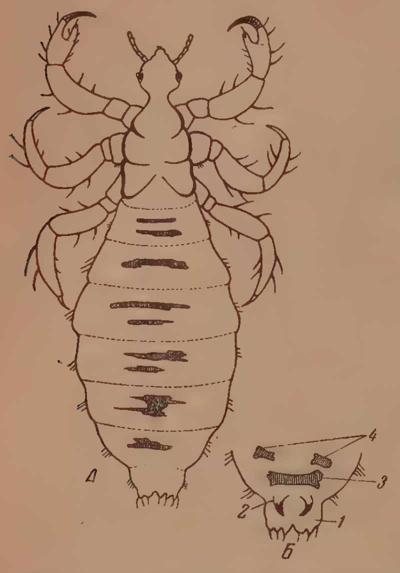


Рис. 1. *А* — гермафродит Pediculus humanus corporis; *Б* — конец брюшка (при большем увеличении) *1* — латеральные лопасти, *2* — гоноподы, *3* — ♀ вентральная пластинка, *4* — ♂ вентральная пластинка

Вентральная пластинка весьма варьирует. В одном случае она бывает представлена лишь как нормальная женская вентральная пластинка, в другом случае — как мужская вентральная пластинка; тогда женская пластинка бывает редуцирована или частично инвагинирована. Мужская и женская вентральная пластинки встречаются и одновременно (рис. 1).

Продольные мускулы брюшка гермафродитов — преимущественно, как у самца. Спинные и вентральные мускулы идут вдоль тела от сегмента к сигменту, но встречаются особи, у которых вентральная мускулатура женского типа, т. е. имеется только в двух средних сегментах и в переднем, примыкая к груди. Такое строение мускулатуры характерно для гермафродитов женского типа.

Половые органы гермафродитов весьма разнообразны.

Так как мы имели свежий материал, то каждый обнаруживаемый гермафродит, после наружного осмотра, вскрывался; постоянные препараты изготовлялись с наклейкой их по методу акад. Е. Н. Павловского. Некоторые экземпляры сохранились живыми, и с ними проводились небольшие опыты; они вскрывались после естественной смерти.

Среди наших экземпляров гермафродитов были отмечены следующие формы гермафродитизма:

1. С внешними признаками самца в виде поперечных полосок на тергитах, развитой мужского типа лапки первой пары ног и латеральными лопастями на конце брюшка, как у нормальной самки. Вентральная генитальная пластинка, как у самки. Гоноподии развиты нормально. Половые органы, как у самки. Яичники вполне развиты. Яйца откладывались, но из них личинки не выплаживались, несмотря на то, что к гермафродитной самке был подсажен самец.

2. На спине брюшка нет хитиновых полосок. Первая пара ног, как у самца, третья пара — как у самки. Латеральные лопасти на конце брюшка деформированы. Развиты женские генитальные пластинки. Гоноподы есть. Брюшко сильно вздуто. При вскрытии обнаружена только женская половая система, в которой находилось 20 сформированных с крышечками яиц, но самка не в состоянии была их отложить.

3. На тергитах брюшка поперечные хитиновые полоски. Первая пара ног, как у самца, третья пара — как у самки. Конец брюшка двулопастной. Развиты только женские половые органы. При вскрытии обнаружено 15 оформленных с крышечками яиц. В трех из них имелись вполне развившиеся личинки, но отрождения их не произошло.

4. Один экземпляр, снятый вместе с восемью нормальными головными вшами с головы женщины, относится к Pediculus humanus capitis. На тергитах спинные полоски. Первая пара ног, как у самца, третья пара — как у самки. Конец брюшка, как у нормальной самки, с латеральными лопастями. При вскрытии была найдена полностью развитая мужская половая система с редуцированным пенисом. Это был единственный случай, когда у гермафродита была обнаружена только одна и полностью выраженная мужская половая система. Но конец брюшка с латеральными лопастями указывал на ненормальность данной особи.

5. Более яркие примеры гермафродитизма были обнаружены при вскрытии личинок третьей стадии. Внешне они ничем не отличались от нормальных, вскрытие же обнаружило иную картину. Строение половой системы указывало на явно развивающееся двуснастие; вместо пяти яйцевых трубочек, в яичнике было только по три с каждой стороны, а сбоку к ним примыкало по одному семеннику. Выводными протоками должны были служить яйцеводы, так как и яйцевые трубочки, и основание семенников сообщались с просветом яйцеводов. Другие отделы женской половой системы были, как у нормальной самки, т. е. имелся семеприемник, матка, клеевые железы и влагалище. Таких экземпляров было найдено три в различных стадиях развития (рис. 2).

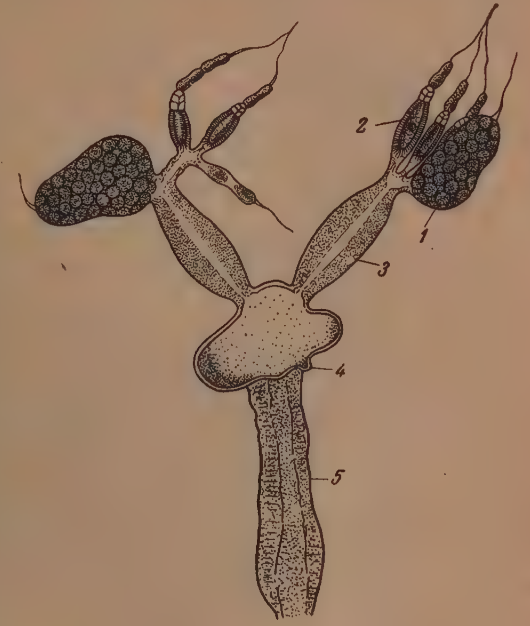


Рис. 2. Гермафродит личинки III стадии Pediculus humanus corporis

1 — семенник, 2 — яйцевые трубочки, 3 — яйцеводы, 4 — зачаток клеевой железы, 5 — влагалище

6. С наиболее выраженным двуснастием был экземпляр личинки III стадии следующего строения (рис. 3). Яйцевых трубочек с правой стороны три, с левой — пять, с каждой стороны в центре яйцевых трубочек по одному развивающемуся фолликулу семенника. От половых желез идут яйцеводы, и в то же время от вершины яйцеводов, почти от основания семенников берут начало семепроводы (vas deferens), направляющиеся к непарному vesicula seminalis, смещенному вправо. Не обнаружено ни семявыносящего протока (ductus ejaculatorium), ни пениса.

У большинства перечисленных типов гермафродитов имеются дефекты в строении половой системы и поэтому они не могут являться особями, способными давать потомство, даже в тех случаях, где налицо явное оплодотворение яиц, так как в этих случаях не происходит откладки яиц. Это отмечают и Кейлин и Нутталь. В отдельных случаях, где самки откладывали яйца, из них не выплаживались личинки.

Большой процент гермафродитов среди вшей, как «диких», так и лабораторных, по сравнению с свободно живущими насекомыми других видов, повидимому, в большой мере зависит от замкнутости попу-

ляции. При быстром размножении и развитии замкнутых популяций вшей, видимо, может происходить их естественное вымирание в результате появления ненормально большого количества самцов, как указывает Бекстон (Buxton [4]). Кейлин и Нутталь отмечают в популяциях, среди которых они находили гермафродитов, изменение соотношения полов в сторону увеличения количества самцов. В нашем стаде лабораторных вшей к моменту появления в нем относительно большого числа гермафродитов также наблюдалось такое изменение полового состава: отношение числа самцов к числу самок приближалось к отношению 1 : 1, вместо нормального 1 : 4. Кейлин и Нутталь объясняют появление гермафродитов среди «диких» вшей как результат скрещивания P. capitis с P. corporis в естественных условиях, указывая, с одной стороны, на то, что такое скрещивание действительно приводит к появлению большого числа гермафродитов (материал Бэкота), а с другой — на существующую возможность такого скрещивания в естественных условиях. Однако этим нельзя объяснить возникновение гермафродитизма среди лабораторных вшей как в их материале, так и в нашем.



Рис. 3 Гермафродит личинки III стадии Pediculus humanus corporis

1 — семенник, 2—яйцевые трубочки, 3—семеприемник, 4 — клеевые железы, 5 — влагалище, 6 —семепроводы, 7 — семенной пузырек

Не отрицая таким образом значения скрещивания как причины учащения гермафродитизма в отдельных популяциях вшей, мы не можем признать его единственной причиной. Как показывает наш материал, такой причиной может явиться продолжительное замкнутое существование даже такой крупной популяции, как та, с которой мы имели дело.

Литература

1. Павловский Е. Н., К анатомии половых органов у Pediculus capitis и P. vestimenti, Тр. Рус. энтом. об-ва, т. 38, 1907/8.— 2. Павловский Е. Н., К сравнительной анатомии органов размножения у вшей, Тр. Княжедворской обл. опытн. с.-х. станции, Новгород, 1922.— 3. Павловский Е. Н., К методике исследования паразитических насекомых и подходящих к ним по величине членистоногих. Вестн. микроб. и эпидем., т. 3, № 1—2, Саратов, 1924.— 4. Buxton, The louse, London, 1933.— 5. Keilin D. a. Nuttall G. H., Hermaphroditism and other abnormalities in Pediculus humanus, Parasitology, vol. XI, No. 3 a. 4, 1919.— 6. Sikora H., Über Anpassung der Läuse an ihre Umgebung. Arch. f. Schiffs- u. Tropen-Hygiene, Bd. 21, Nr. 10, 1917.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4



ОЛИГОТРОФИЗМ ВИДОВ РОДА QUARTINIA GRIB. (HYMENOPTERA, VESPOIDEA)

В. В. ПОПОВ

Зоологический институт Академии Наук СССР
(директор — акад. Е. Н. Павловский)

I

Представители двух подсемейств настоящих ос — Masaridinae и Gayellinae — в половозрелой и личиночной фазах питаются нектаром и пыльцой мелитофильных растений. Ротовые органы (нижняя губа) мазарид изменены в хоботок, гомологичный хоботку пчелиных (Брэдли, Bradley [11], Бэквэрт, Bequaert [9], Скотт, Scott [18]); коодаптации нижнегубных щупиков с хоботком, подобной коодаптации у пчелиных, не наблюдается; нет также специальных приспособлений для сбора пыльцы. Бэквэрт [9] высказал предположение, что мазариды представляют собой раннюю попытку развития антофильной группы жалоносных перепончатокрылых, возможно предваряющую возникновение пчелиных. Возможно также, что в прежние геологические периоды мазариды были доминирующей группой, занимавшей то же положение в экологии покрытосеменных растений, которое занимают в настоящее время пчелиные. Палеонтологических доказательств этого положения нет.

Вероятно, однако, что мазариды как антофильная группа, появились почти одновременно с возникновением низших пчелиных (Prosopidae, Colletidae) и эволюционировали параллельно, как и многие другие группы опылителей цветковых растений, потребителей пыльцы и нектара. Во всяком случае, современные виды мазарид обнаруживают все степени избирательного посещения ряда молитофильных растений и некоторые из них — морфологические и иные адаптации для этого (Quartinia poecila Schulthess, Q. punctata Schulthess, Q. media Schulthess).

Численность подсемейства невелика; подсемейство заключает немного более 100 видов, относящихся к двум трибам и 14 родам. Триба Paragiini с двумя родами Paragia Shuckard и Metaparagia Meade Waldo обитает в Австралии и Тасмании; триба Masaridini, включающая все остальные формы, распространена более широко и обитает на всех остальных континентах. Роды Ceramiopsis Zavatt., Trimeria Sauss., и Microtrimeria Bequaert эндемичны для Южной Америки и род Pseudomasaris Ashm.— для Северной. Старому Свету свойственны роды Ceramius Latr., Paraceramius Sauss., Ceramioides Sauss., Jugurtia Sauss., Celonites Latr., Quartinia Grib., Quartiniella Schulthess, Masaris F., Masariella Brauns.

Фауна мазарид СССР, еще слабо изученная, включает 24 формы, относящиеся к родам Masaris (три вида), Jugurtia (один вид), Quartinia (семь форм), Celonites (двенадцать форм) и Ceramius (один вид), распространенные по Средней Азии, Кавказу и Закавказью.

Современное географическое распространение мазарид замечательно. Бэквэрт [9] составил карту современного ареала группы. Она приводится на рис. 1 со следующими изменениями и дополнениями: расширен

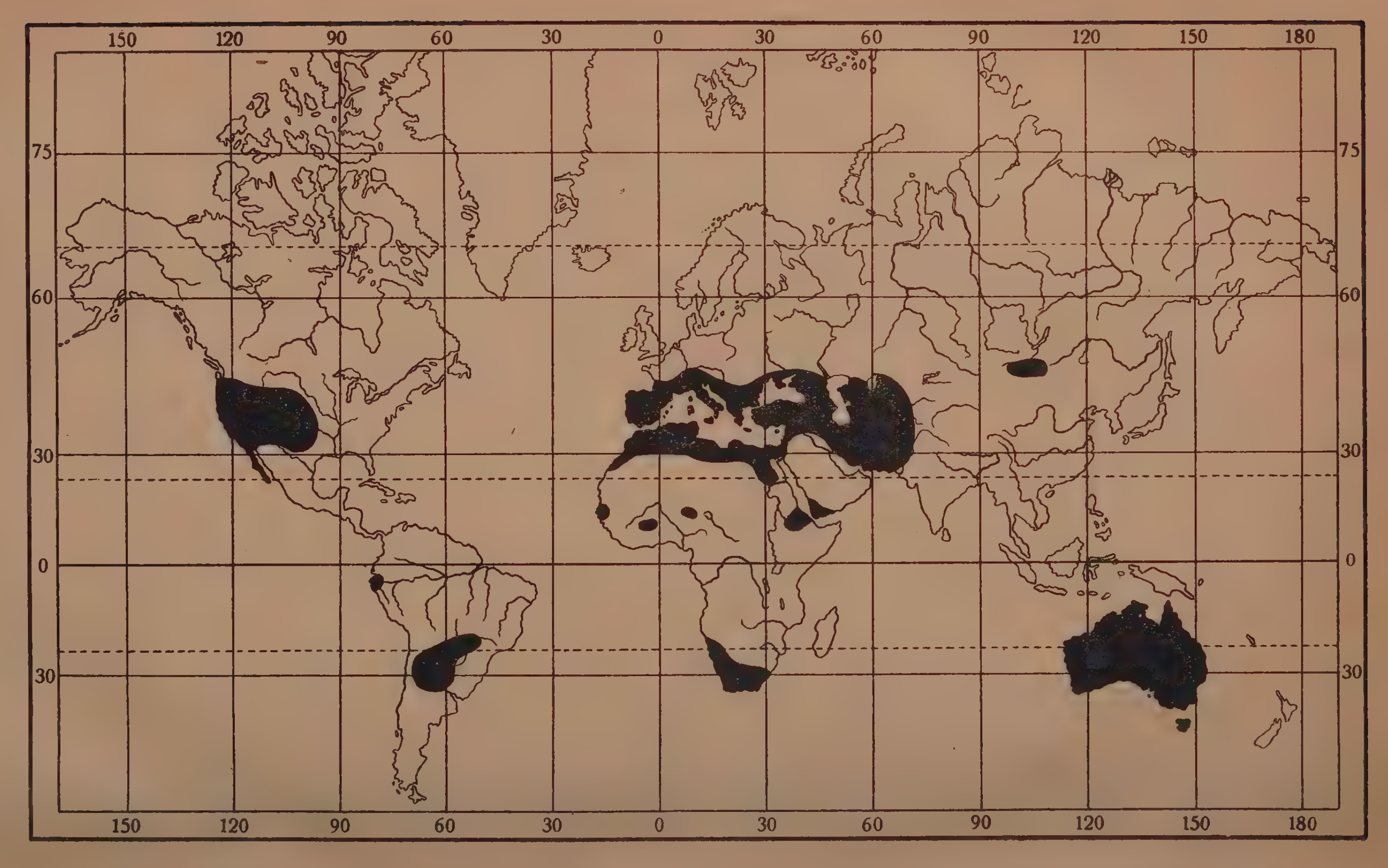


Рис. 1. Современное географическое распространение ос подсемейства Masaridinae. По Бэкуэрту (1929), с изменениями

ареал подсемейства в Северной Америке, согласно новейшим данным того же Бэквэрта [10], и в центральной Азии, согласно данным Костылева [6]; уничтожена корейская часть ареала, основанная на неверном включении Paraceramius koreensis Rad. в подсемейство мазарид (Тернер, Turner [20]; вторичное упоминание [21] об этом виде в перечне видов Ceramius основано, повидимому, на недоразумении); добавлено также промежуточное местонахождение Jugurtia sp. в Западной французской Африке (Poudon, Haute Volta, 4 самки).

Анализ современного ареала мазарид — насколько он известен в настоящее время — позволяет предположительно отнести время образования подсемейства и обособления трибы Masaridini к концу мелового периода. Четыре комплекса этой трибы — группа родов Ceramius, Paraceramius, Ceramioides, группа родов Masaris, Pseudomasaris, Masariella, группа родов Jugurtia, Celonites и, наконец, род Quartinia — следует рассматривать как третичный реликтовый ксерофильный элемент в фауне Средиземноморья, Эфиопии и Неарктики. Средиземноморско-капская дизъюнкция у родов Ceramius, Quartinia и Celonites, а также образование двух производных эндемичных южноафриканских родов Ceramioides и Quartiniella есть результат процесса, который принято обозначать как смещение климатических зон в Африке и который неумолимо свидетельствует о дочетвертичном происхождении основных родов.

В то же время достаточно широкие ареалы некоторых из этих родов (по крайней мере в Средиземноморье), достаточное видовое разнообразие, частота встречаемости видов и иногда их бесспорная морфологическая близость друг к другу свидетельствуют о современном относительно благополучном существовании группы и молодости ряда ее форм. Не подлежит также сомнению, что некоторые перерывы в ареале подсемейства, как он изображен на карте, являются мнимыми и обусловленными недостаточностью наших сведений (например, египетско-эритрейский, марокканско-западноафриканский, среднеазиатско-монгольский и др.) или очень недавними по происхождению.

Капско-средиземноморская дизъюнкция также имеет в разных случаях разный возраст, но с какой бы осторожностью ни подходить к оценке времени возникновения дизъюнкций у Ceramius, Quartinia и Celonites, как ни подчеркивать современную жизненность этих родов, — общий характер подсемейства мазарид, как реликтовой группы, остается вне сомнения.

II

Еще Бэквэрт [9] отметил, что мазариды почти по всем из обследованных филетически важным признакам не более примитивны, чем большинство других подсемейств настоящих ос. Более того, как мне кажется, было бы правильнее сказать, что это — одна из наиболее высоко специализованных групп Vespoidea.

Подсемейства Gayellinae и Euparagiinae обладают более примитивными, не складывающимися передними крыльями с тремя замкнутыми ячейками $R + R_1$, R_4 и R_5, причем вторая и третья из них получают соответственно жилки M_{3+4} и M_2; заднее крыло несет большую анальную лопасть и, по меньшей мере, следы жилок R_3, R_{4+5}, M_2 или эти жилки хорошо развиты (Gayella); ротовые придатки не изменены в хоботок.

Подсемейство Masaridinae характеризуется продольно складывающимися передними крыльями с двумя замкнутыми ячейками $R + R_1$, R_{4+5}, причем жилки M_{3+4} и M_2 впадают, как и у большинства остальных Vespidae, в ячейку R_5; анальная лопасть заднего крыла менее развита; следы жилок R_3, R_{4+5}, M_2; ротовые придатки — нижняя губа образует хоботок. Кроме того, у мазарид наиболее ярко выражен половой диморфизм. Как исключение у рода Quartiniella представлены только одна радиальная и одна дискоидальная ячейки.

Анализ мужского полового аппарата показывает также принципиально важные отличия. Если судить по Euparagia scutellaris Cress. (Брэдли [11]), подсемейство Euparagiinae, так же как и подсемейства Eumeninae и Vespinae (Снодграсс, Snodgrass [19]), Бэквэрт [8], Майдель, Maidl [13]) и Polibiinae (Ричардс, Richards [15]), характеризуется хорошо развитыми и обычно обособленными придатками парамер (parameral spine, или spine-like process Snodgrass). Volsellae, так же как у остальных Vespidae, хорошо развиты, сильно выдаются, приблизительно на половину длины придатков парамер, и имеют хорошо выраженные части (digitus volsellaris, cuspis volsellaris).

Копулятивный аппарат самцов мазарид был известен у трибы Paragiini (Paragia) и Masaridini (Ceramius, Paraceramius, Celonites, Masaris и Pseudomasaris) (Брэдли [11], Бэквэрт [9]). Однако рисунки обоих авторов крайне неточны, иногда неверны и всегда слишком схематичны. Потребовалось переисследование всех доступных материалов, в том числе не изучавшихся ранее в этом отношении родов Metaparagia, Jugurtia, Quartinia и Quartiniella; это было тем более желательно, что в прекрасной работе Снодграсса [19], посвященной изучению морфологии копулятивного аппарата самцов перепончатокрылых, представители мазарид были вообще опущены.

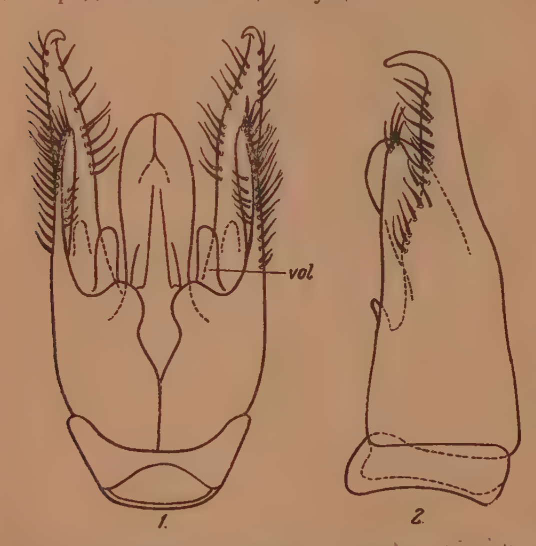


Рис. 2. Metaparagia maculata Meade Waldo, копулятивный аппарат самца вентрально (*1*) и латерально (*2*). *Vol* — volsella

Metaparagia (M. maculata Meade Waldo) (рис. 2) характеризуется хорошо развитым базальным кольцом, сильными парамерами с суженной и крючковидно загнутой вентрально вершиной; вентральная лопасть парамер хорошо развита, сагитты довольно узкие и стройные с характерными вентральными зубцами при основании; volsellae достаточно развиты, но представлены одним неподвижным склеритом. Большой интерес представляет обособляющаяся вентрально-латеральная часть парамер, более тонко хитинизованная, которую, вероятно, можно счесть дериватом gonomacula Crampton или «ventuse» Дюфура остальных перепончатокрылых. Судя по рисунку Брэдли [11], эта часть хорошо выражена и у рода Paragia, т. е. характерна для всей трибы Paragiini.

Trimeria (Брэдли [11]) характеризуется подобной же крючковидной вершиной парамер и достаточно развитой volsella, состоящей из одного склерита и, повидимому, неподвижной. Самцы Microtrimeria неизвестны.

Группа родов Ceramius, Paraceramius и Ceramioides неоднородна. Виды рода Ceramius [C. caucasicus André (рис. 3) и C. fonscolombei Latr., по Брэдли] имеют сильно редуцированное базальное кольцо, достаточно мощные парамеры и сильные сагитты, уплощенные дорзовентрально; volsellae полностью редуцированы. Paraceramius (P. lusitanicus Klug, рис. 3; см. также Брэдли [11]) резко отличен, сближаясь по строению копулятивного аппарата с родом Celonites; вершина парамер сужена при основании и затем сильно расширена, сагитты узкие, упло-

щенные латерально; volsellae сильно редуцированы, но элементы всех частей их еще различимы. Копулятивный аппарат Ceramioides неизвестен.

Группа родов Quartinia (Q. shestakovi Kost.) и Quartiniella (Q. waterstoni Schulthess) (рис. 4) характеризуется относительно хорошо развитым базальным кольцом и типичными для большинства мазарид простыми парамерами. У Quartinia shestakovi сагитты узкие с характерными вентральными зубцами; volsellae довольно хорошо развитые, состоящие из одного склерита, плотно вросшего в парамеры. У Quartiniella сагитты простые, без зубцов, volsellae редуцированы полностью и лишь небольшое вздутие указывает то место, где они находились ранее; базальное кольцо, вообще достаточно развитое, дорзально полностью редуцировано. Шультесс (Schulthess [17]), установив Quartiniella в качестве рода, впоследствии [18] придал ему подродовое значение. Однако резкие отличия в жилковании и отличия в копулятивном аппарате самца являются достаточным основанием для трактовки Quartiniella и Quartinia в качестве особых родов.



Рис. 3. Левая половина копулятивного аппарата самцов Ceramius caucasicus André (*1*) и Paraceramius lusitanicus Klug. (*2*), вид с вентральной стороны. *Vol* — volsella, *dig* — digitus, *cus* — cuspis volsellaris

Группа родов Jugurtia и Celonites не является естественной. Jugurtia (J. oraniensis Lep., рис. 5) имеет сильно укороченное, но полное базальное кольцо, характерные для мазарид простые парамеры, тонкие сагитты с характерными вентральными зубцами и очень хорошо выраженные



Рис. 4. Левая половина с вентральной стороны и вид сбоку копулятивных аппаратов Quartinia shestakovi Kost. (*1, 2*), Quartiniella waterstoni Schulthess (*3, 4*), Celonites abbreviatus Villers (*5, 6*). *Vol* — volsella

volsellae с почти обособленным от парамер основным склеритом и развитыми удлиненными digitus и cuspis, лежащими в плоскости ос-

новного склерита; генетическое сходство с родами Masaris и Paramasaris вне сомнения. Род Celonites (C. abbreviatus Vill., рис. 4; см. также Брэдли [11]) несомненно близок к роду Paraceramius (рис. 3); базальное кольцо очень узкое; вершина парамер обособлена и сильно уплощена; сагитты довольно узкие с характерными вентральными зубцами; volsellae довольно хорошо развиты, состоят из одного склерита, неподвижно сочлененного с парамерами.

В группе родов Masaris, Pseudomasaris и Masariella — последней по схеме Бэквэрта [9] — известны копулятивные аппараты самцов первых двух родов. Оба рода, судя по многочисленным рисункам Брэдли [11], близки друг к другу и, как уже упоминалось, к роду Jugurtia; к сожа-

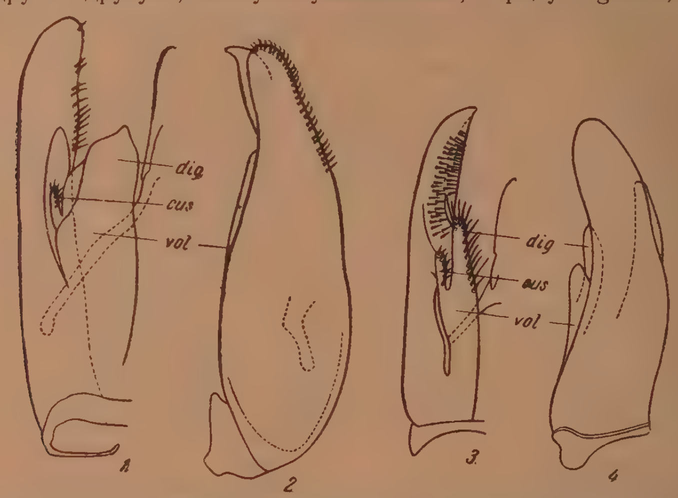


Рис. 5. Левая половина с вентральной стороны и вид сбоку копулятивных аппаратов Masaris carli Schulthess (*1*, *2*), Jugurtia oraniensis Lep. (3, *4*). *Vol* — volsella, *dig* — digitus, *cus* — cuspis volsellaris

лению, отсутствие материала по роду Pseudomasaris не позволяет решить вопрос о степени обособления и наличии cuspis volsellaris, не изображенного на схематических рисунках Брэдли. У Masaris carli Schulthess (рис. 5) базальное кольцо хорошо развито, парамеры обычного мазаридного типа, довольно узкие сагитты с характерными вентральными зубцами и очень мощные volsellae, значительно обособленные от парамер и несущие небольшие cuspis volsellaris.

Интересно отметить несоответствие некоторых родовых группировок Бэквэрта, которые он называет естественными, с теми эволюционными рядами, которые можно построить на основании строения копулятивного аппарата самцов.

Таким образом мужской копулятивный аппарат в подсемействе мазарид характеризуется полной редукцией придатков парамер и часто заметно редуцированными базальным кольцом и volsellae; как исключение volsellae могут быть редуцированы полностью (Ceramius, Quartiniella). Иными словами, копулятивный аппарат Masaridinae несет признаки редукции, т. е. имеет более прогрессивные черты строения по сравнению с остальными Vespidae и, по существу, лишен специфически веспоидных черт. Дивергенция мазарид от остальных групп Vespidae должна была произойти на ранних стадиях развития семейства. Спорный вопрос о систематическом ранге мазарид, трактуемых в последнее время как подсемейство, в связи с изучением копулятивного аппарата самцов следует опять пересмотреть; накоплено достаточно морфологических и биологических фактов для того, чтобы рассматривать его в качестве отдельного семейства.

Морфологические различия между подсемействами Gayellinae и Masaridinae, наиболее примитивное строение язычка у Gayellinae, даже по сравнению со всеми остальными хищными одиночными Vespidae (Бэкврт [10]),— делают возможным предположение о независимом от мазарид и разновременном переходе их предков на питание нектаром. В этой связи необходимо вспомнить о видах рода Synagris, имеющих удлиненные ротовые органы и хоботок (Майдель [13], Бэкврт [8]), образование которого также произошло независимо; виды этого рода запасают мелких гусениц как пищу своего потомства.

Таким образом Masaridinae являются одной из наиболее специализованных морфологически и биологически групп древнего семейства ос, или, точнее, Vespoidea вообще. Переход к питанию нектаром и пыльцой энтомофильных растений сопровождался рядом адаптаций и коррелятивно связанных с ними изменений, носивших частично прогрессивный характер. Этот процесс наиболее резко дифференцировал их от остальных Vespidae. Глубина этих изменений только подчеркивает древность перехода мазарид к питанию нектаром и пыльцой покрытосеменных растений.

III

Связи мазарид с цветковой растительностью плохо изучены; основной материал сведен в работе Бэкврта [10]. Следующие данные могут быть добавлены по среднеазиатским видам. Masaris carli Schulthess из Кзыл-Орды, указанные Костылевым [6], были собраны мною на цветах Tamarix и три вида Celonites — C. octoannulatus hissaricus Kost., C. modestus biinterruptus Kost., C. hystrix Kost., указанные им же [12] для Гиссарского хребта, собраны В. В. Гуссаковским на цветах Anchusa italica (Кондара, Руйдашт). Все эти сведения носят случайный характер и их познавательная ценность ограничена. Однако современный политрофизм группы достаточно ясен; он очень широк и охватывает как семейство лилейных из однодольных, так и многие семейства двудольных и из их числа 10 семейств однопокровных. Однако по частоте встречаемости, по обилию форм и родов наиболее посещаются семейства из порядков Tubiflorae и Synandrae. Можно говорить с известной долей вероятия о параллельном с пчелиными существовании мазарид как потребителей пыльцы и нектара покрытосеменных растений вообще.

Среди мазарид есть формы широко политрофные, например виды родов Jugurtia, Celonites, Pseudomasaris (Бэкврт [10]). Род Quartinia, наоборот, олиготрофен (монотрофен). Палеарктические виды посещают цветы сложноцветных Picridium tingitanum, Asteriscus maritimus, Chrysanthemum mycornis, Calendula, Anacyclus, Senecio, Microcodon, Cotula. В Южной Африке Quartinia отмечались на сложноцветно-подобных цветах различных видов Aizoaceae — Mesembryanthemum crystallinum и ряде других видов этого рода, ближе не определенных; лишь только один вид — Q. poecila Schulthess — наблюдался только на цветах сложноцветного Berkhaeya, к питанию нектаром которых он специально приспособлен (Тернер [22]). В Средней Азии виды этого рода приурочены к семейству Chenopodiaceae.

Во время обследования фауны пчелиных и изучения ее распределения по мелитофильной растительности в 1937—1938 гг. в Узбекистане и Киргизии (Джума близ Самарканда, Курган-Тюбе близ Оша) было отмечено 26♀ и 2♂ Q. shestakovi Kost. на цветах Horaninowia ulicina Fisch. et May. (Chenopodiaceae), характерные ассоциации которой специально изучались. В Джуме во время учетных сборов на Horaninowia Q. shestakovi составила 3,8% и в Курган-Тюбе — 3,6% от числа всех ее посетителей. Q. shestakovi несомненно олиготрофна и посещает только цветы одного этого растения. В Джуме в течение трех летних месяцев

было обследовано около 50 видов цветковых растений и собрано свыше 11 000 пчелиных, в Курган-Тюбе — 55 видов растений и свыше 6 000 пчелиных. В окрестностях Сталинабада и нижней зоне Гиссарского хребта в Таджикистане, где Horaninowia ulicina нет, во время подобного же изучения опылителей мелитофильных растений за последние годы было собрано свыше 15 000 пчелиных; Q. shestakovi обнаружена не была.

Horaninowia ulicina — типичный ксерофит, представитель пустынной однолетне-травянистой растительности; пятна его, иногда обширные, образуют характерные ассоциации; в культурной, оазисной зоне они приурочены преимущественно к останцам, холмам, колодцам, мазарам.

Период вегетации H. ulicina продолжителен; период цветения — более трех месяцев. Летный период Q. shestakovi также длителен: по наблюдениям в Джуме более месяца и в Курган-Тюбе — полтора месяца. В разных пунктах Средней Азии (Тартугай, Кумак, Бага-Абзаль, Джума, Курган-Тюбе) в разные годы самцы отмечались с конца мая по конец июля и самки — с начала июня до середины сентября. Вид, повидимому, протерандричен; период его лета совпадает с периодом цветения H. ulicina, полностью его не охватывая, — соотношение, необходимое для случаев истинного олиготрофизма (Робертсон, Robertson [16]).

Ассоциация H. ulicina обладает очень характерной и своеобразной фауной опылителей (преимущественно пчелиных); подавляющее большинство их, как и Q. shestakovi, олиготрофно; все виды этого комплекса, следовательно, тесно связаны между собой. Q. shestakovi один из наименее устойчивых, если не самый неустойчивый элемент этого комплекса. В окрестностях Джумы Q. shestakovi была отмечена на обеих обследованных крупных ассоциациях H. ulicina, а в Курган-Тюбе из четырех обследованных ассоциаций (близ кишлака Шура́, близ станции Кара-су, близ Шарихан-сая и близ кишлака Аим) только последняя, самая крупная, насчитывала среди своих посетителей Q. shestakovi; не была обнаружена Q. shestakovi и в Таран-Базаре (близ Узгена), где было обследовано небольшое пятно H. ulicina. Во всех трех случаях обитания Q. shestakovi речь идет о крупных пятнах H. ulicina.

В южном Таджикистане, в окрестностях Джиликуля (Старая пристань), по любезному сообщению В. В. Гуссаковского, Quartinia значительно более обычны. Q. shestakovi dilutella Guss. (in litt.) очень обычна в пойме Вахша на солончаках, на цветах Chenopodiaceae (Salsola sp.); с 8. VII по 22. VII. 1941 здесь были собраны 40♀ и 12♂. Здесь же на этих же растениях обычен и другой вид Quartinia — Q. kostylevi Guss. (in litt.); с 7. VI по 22. VII. 1941 собраны 51 ♀ и 31♂ этого вида.

Таким образом тесные связи среднеазиатских Quartinia с видами семейства Chenopodiaceae не подлежат сомнению; также не подлежат сомнению связи южноафриканских представителей этого рода с соседним семейством из порядка Centrospermae — Aizoaceae. По современным представлениям (см., например, Кузнецов [7], Ильин [3, 4]), порядок Centrospermae относится к древним, примитивным семействам, объединяемым в проантофитную группу семейств, возникших на заре появления покрытосеменных. В то же время М. Ильин [1, 2] подчеркивает облигатную энтомофилию (зоофилию) большинства маревых и прогрессивную эволюцию семейства, вопреки предположениям большинства авторов о регрессивном характере его эволюции.

Н. И. Кузнецов [7] опубликовал карту центров распространения маревых; она воспроизводится здесь (рис. 6) с некоторыми изменениями в очертаниях североамериканского и южноамериканского центров развития Chenopodiaceae, любезно сделанными М. М. Ильиным. Ареалы центров современного обилия маревых очень сложны, несут крупные «дизъюнкции». Степень совпадения ареала мазарид (рис. 1) с центрами распространения маревых крайне велика; можно говорить о полном тож-

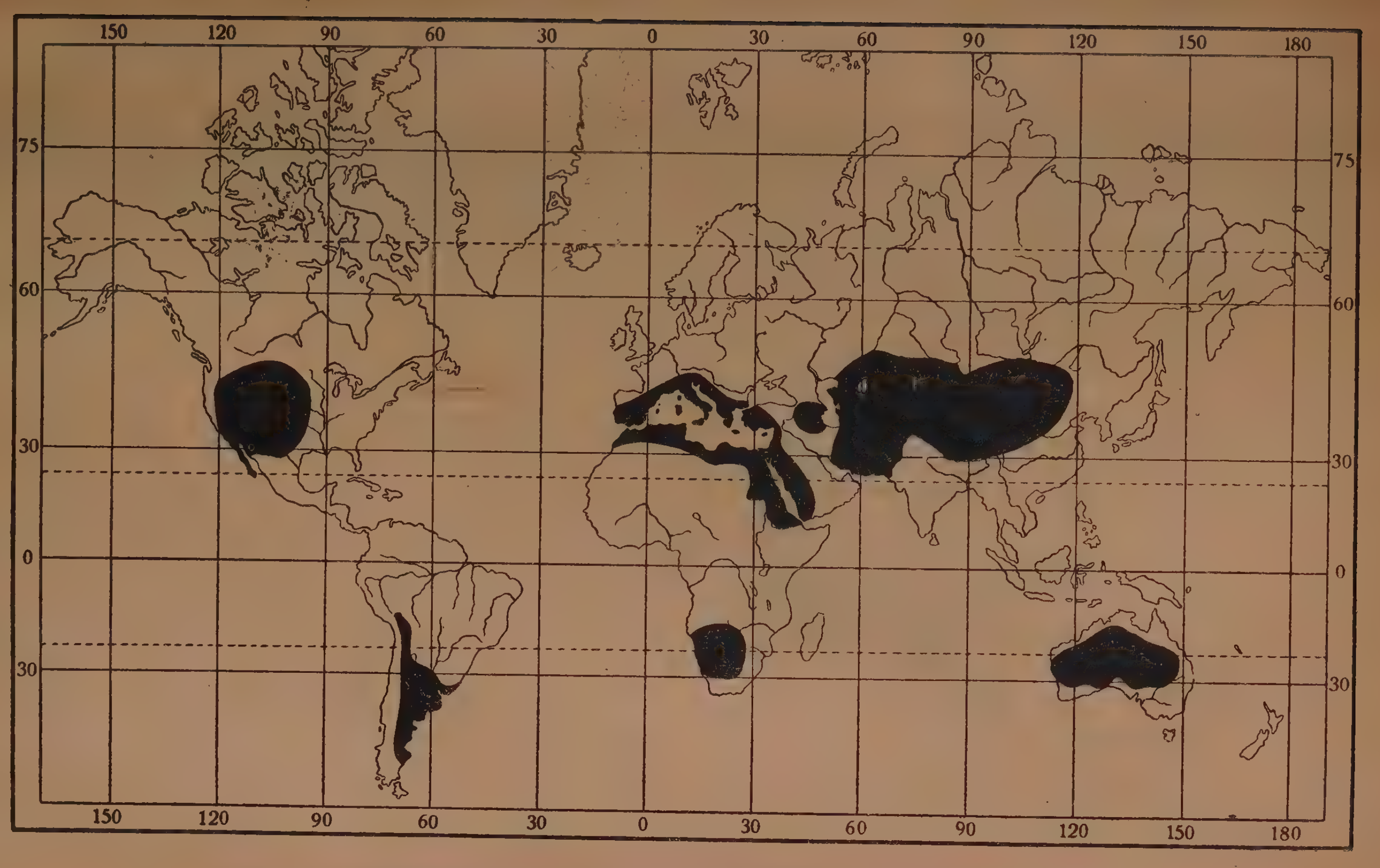


Рис. 6. Центры распространения семейства Chenopodiaceae (центры современного обилия маревых). По Н. И. Кузнецову (1914, 1936), с изменениями

дестве их характера и, следовательно, о вероятном синхронном возникновении и сопряженной эволюции. В Южной Африке ареал мазарид точно совпадает не с центром распространения маревых, а с географическим распространением рода Mesembryanthemum из Aizoaceae, как он

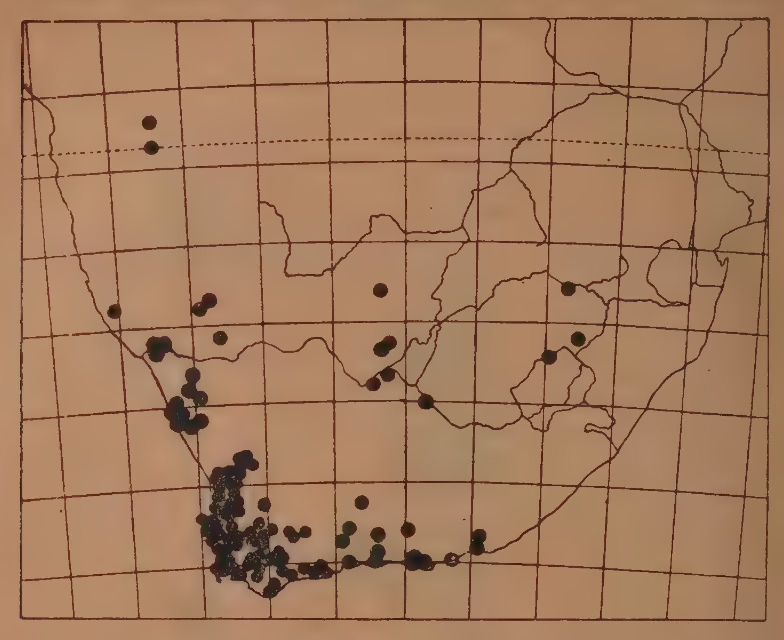


Рис. 7. Современное географическое распространение рода Mesembryanthemum, сем. Aizoaceae, в Южной Африке. По Эстеррейху (1941)

приведен в работе Эстеррейх (Oesterreich [14]). Здесь речь идет о полном и безусловном тождестве ареалов и, следовательно, полных и интимных зависимостях, что так хорошо согласуется с известными данными об олиготрофизме большинства южноафриканских Quartinia.

Подобное совпадение центров распространения маревых и совок трибы Agrotini указано Кожанчиковым [5]; им же дан ряд примеров подобных же связей среди других групп насекомых. Подобно совкам трибы Agrotini, мазариды специализированы на питании Chenopodiaceae (палеарктические Quartinia), Convolvulaceae (Jugurtia), Compositae (Jugurtia, Celonites, Quartinia, Quartiniella). Древность степных и пустынных биоценозов очевидна: несомненна также древность и самостоятельность кормовых связей ряда пустынных насекомых (Кожанчиков [5]).

М. Ильин [4] в статье об итогах изучения флоры пустынь Средней Азии дал превосходный обзор всего материала. Пустынно-ксерофитная флора вообще восходит своими корнями в меловой период; территории пустынь с характерной флорой были развиты в Средней Азии еще в дотретичное время. Характерно, что среди этих ксерофитных форм, как пишет Ильин, встречаются такие роды и виды, которые в настоящее время растут в фитоценозах почти сплошными зарослями на больших пространствах и определяют самый характер ландшафта — «это — все виды и роды по крайней мере третичной древности» (стр. 225). Ильин в ряде работ настойчиво подчеркивает автохтонный характер флоры маревых Средней Азии и ее непосредственные связи с флорой побережья древнего Тетиса. Все это хорошо объясняет нахождение здесь ряда древних третичных родов (Quartinia, Celonites) из подсемейства Masaridinae, их достаточную частоту, наличие слабо отграниченных видов; это хоро-

шо объясняет также ту преемственную сохранность и развитие элементов фауны и флоры дотретичного периода, возможность прогрессивного развития их дериватов в более позднее время и частичную сохранность первичных связей между ними, несмотря на те сложные изменения, которые испытала территория Средней Азии за этот долгий период.

Следовательно, предположение о том, что олиготрофные связи между осами рода Quartinia и растениями порядка Centrospermae есть отражение древних, первичных связей, находит обоснование в приведенных фактах. В конечном счете, это есть отголоски тех отношений, которые складывались между мазаридами и первичными покрытосеменными растениями в период становления обеих групп. В настоящее время связи с растениями порядка Centrospermae значительно затушеваны широким политрофизмом многих видов и родов и, повидимому, наметившимся предпочтением к посещению цветов порядка Tubiflorae и Synandrae.

Точная приуроченность Quartinia poecila Schulthess к сложноцветным и совершенные морфологические адаптации хоботка для добывания нектара показывают вторичный характер этого перехода.

Все изложенное может свидетельствовать как о древности подсемейства Masaridinae, так и о древности и исконной примитивности семейства Chenopodiaceae (и Aizoaceae), связавшего ранее свою судьбу с осами подсемейства Masaridinae, как своими облигатными опылителями.

Выводы

1. Осы подсемейства Masaridinae в половозрелой и личиночной фазах питаются нектаром и пыльцой цветковых растений. Было высказано предположение, что мазариды представляют собой одну из ранних попыток развития антофильной группы среди жалоносных перепончатокрылых; возможно также, что в минувшие геологические эпохи мазариды были доминирующей группой, занимавшей то же положение в экологии покрытосеменных растений, которое занимают в настоящее время пчелиные, как их облигатные опылители. Палеонтологических доказательств этого положения нет. Современное географическое распространение Masaridinae характеризуется многими дизъюнкциями (рис. 1); анализ этих разрывов позволяет отнести время образования подсемейства и обособление трибы Masaridini к концу мелового периода; многие группы родов являются третичными реликтами в фаунах Средиземноморья, Эфиопской и Неарктической областей; средиземноморско-капская дизъюнкция у родов Ceramius, Quartinia и Celonites есть также свидетельство дочетвертичного происхождения этих родов.

2. Анализ некоторых морфологических признаков, в том числе признаков копулятивного аппарата самцов, показывает, что мазариды являются одной из высокоспециализированных групп Vespoidea. Копулятивный аппарат самцов (рис. 2, 3, 4, 5) характеризуется полной редукцией придатков парамер, столь характерной для Vespidae, и часто заметно редуцированными базальным кольцом и volsella, которая, как исключение, может быть полностью редуцирована. Иными словами, копулятивный аппарат мазарид несет ряд редукций, т. е. имеет более прогрессивный характер, чем у остальных Vespidae, и, по существу, лишен специфически веспоидных черт. Дивергенция мазарид от остальных Vespidae должна была произойти на ранних стадиях становления группы. Переход к питанию нектаром и пыльцой энтомофильных растений сопровождался рядом адаптаций и коррелятивно связанных с ними изменений, носивших зачастую прогрессивный характер, которые наиболее резко дифференцировали их от остальных Vespidae. Глубина этих изменений только подчеркивает древность перехода мазарид к питанию нектаром (и пыльцой) покрытосеменных растений.

3. Современный политрофизм мазарид очень широк; по количеству родов и частоте встречаемости наиболее посещаются, повидимому,

цветы семейств из порядков Tubiflorae и Synandrae. Большинство видов политрофно. Наоборот, виды Quartinia олиготрофны; палеарктические формы отмечались на различных сложноцветных, южноафриканские — на цветах Aizoaceae; среднеазиатские виды приурочены к маревым; двухлетние наблюдения над Quartinia shestakovi в Узбекистане показали, что этот вид посещает только цветы Horaninowia ulicina и обитает только на наиболее крупных из останцов, поросших этим растением; Q. shestakovi dilutella и Q. kostylevi обычны на солончаках поймы Вахша на цветах Salsola.

Н. И. Кузнецов [7] опубликовал карту центров распространения семейства маревых (рис. 6); ареалы этих центров очень сложны и обособлены друг от друга; степень совпадения этих центров с ареалами мазарид (рис. 1) крайне велика; можно говорить об их одинаковом и, следовательно, о вероятном синхронном возникновении и сопряженной эволюции; южноафриканский ареал мазарид точно совпадает с современным ареалом рода Mesembryanthemum (рис. 7), цветы которого они посещают. Оба семейства — Chenopodiaceae и Aizoaceae — относятся к порядку Centrospermae — древней проантофитной группе семейств, возникшей на заре появления покрытосеменных. Сохранность элементов пустынно-ксерофитной флоры в пустынях Средней Азии, начиная с мелового периода, и их определенное процветание в настоящее время (Ильин [4]) делают возможным сохранность не только связанных с ними элементов фауны, но и постоянство связей между теми и другими. Олиготрофные связи между осами рода Quartinia и мазаридами вообще и растениями порядка Centrospermae есть, вероятно, отражение подобных первичных связей, восходящих к третичному периоду и затушеванных теперь широким политрофизмом многих видов и родов.

Литература

1. Ильин М., К биологии Anabasis aphylla L., Сов. ботаника, 4, 1937.— 2. Ильин М., Энтомофилия у сем. Chenopodiaceae, ее распространение и значение, Сов. ботаника, XIV, 4, 1946.—3. Ильин М., К происхождению флоры пустынь Средней Азии, Сов. ботаника, 6, 1937 (1938).—4. Ильин М., Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии, Матер. по истор. флоры и растит. СССР, II, 1947.— 5. Кожанчиков И., Об условиях смены кормовых растений у дендрофильных насекомых, Зоологический журнал, XX, 1941.—6. Костылев Ю., Материалы к познанию фауны Masaridae (Hym.) Палеарктики, Сборн. Тр. Гос. зоол. муз. МГУ, II, 1935.—7. Кузнецов Н. И., Введение в систематику цветковых растений, Юрьев, 1914; 2-е изд., ГИЗ, Л., 1936.—8. Bequaert J., A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of ethiopian Diplopterous wasps, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXXIX, 1918.—9. Bequaert J., A new Pseudomasaris from California, with some consideration on the Masarid wasps (Hymenoptera), Psyche, XXXVI, 1929.—10. Bequaert J., Notes on the distribution of Pseudomasaris and on the foodplants of Masaridinae and Gayellinae (Hymenoptera, Vespidae), Bull. Brooklin Ent. Soc., XXXV, 1940.—11. Bradley J. Ch., The taxonomy of the Masarid wasps, including a monograph of the North American species, Univ. of California Publ. Techn. Bull., Ent., I, 1922.—12. Kostylev G., Espèces nouvelles et peu connues de Vespides, d'Euménides et de Masarides paléarctiques (Hymenoptera), Bull. Soc. Nat. Moscou, Biol., XLIX, 3-4, 1940.— 13. Maidl F., Monographie der Gattung Synagris Latreille (Hymen.— Vespidae), Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.—naturw. Kl., 91, 1915.—14. Oesterreich G., Die Verbreitung der Mesembryanthemen in ihrer Heimat und die Faktoren, die diese Verbreitung bestimmen, Beiträge z. Sukkulentenkunde u.-pflege, 2, 1941.— 15. Richards O. W., A revision of the genus Mischocyttarus de Saussure (Hymen., Vespidae), Trans. R. Ent. Soc. London, 97, 7, 1945.—16. Robertson Ch., Phenology of oligolectic bees and favorite flowers, Psyche, XXXVI, 1929.—17. Schulthess A., Contribution to the knowledge of African Masaridae (Vespoidea), Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 3, 1929.—18. Schulthess A. a. Scott Hugh., Some more South African Masaridae (Vespoidea) with notes on the mouth — parts of the genera Quartinia and Quartiniella, Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 10, 1932.—19. Snodgrass R. E., The male genitalia of Hymenoptera, Smithson Miscel. Coll., 99, No. 14, 1941.—20. Turner R. E., Notes on the wasps of the genus Pison and some allied genera, Proc. Zool. Soc. London, 1916.—21. Turner R. E., Notes on the Masarid wasps of the genus Ceramius, Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 15, 1935.—22. Turner R. E., Notes on the Masarid wasps of the genus Quartinia, Ann. Transvaal Mus., XX, 1939.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ПАРАЗИТОВ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ ГЕССЕНСКОЙ МУХИ (MAYETIOLA DESTRUCTOR SAY.)

В. Ф. ЛАПИНА

Московский медицинский институт Министерства здравоохранения РСФСР

Громадный вред, причиняемый из года в год гессенской мухой озимым и яровым хлебам, наблюдается почти повсеместно в Советском Союзе. Распространение этого вредителя связано с развитием культуры главным образом озимой и яровой пшеницы.

Длительные наблюдения Воронежской станции защиты растений (СТАЗРА) за размножением гессенской мухи говорят о том, что в местах постоянного наличия вредителя размножение не каждый год бывает одинаковым.

Бывают периоды депрессии, длящиеся несколько лет, затем быстро сменяющиеся периодами массового размножения. Как мы увидим дальше, период депрессии гессенской мухи связан с появлением паразитов этого вредителя.

Ряд исследователей (Линдеман [4], Кулагин (1897), Маршал, Marschal [10], Демокидов (1904), Поспелов [7], Пакар, Packard [11], Хилл и Смит, Hill a. Smith [9], Мейер [5] и др.) давно уже указывал на большую роль, которую играют паразиты в снижении (иногда достигающем 80%) популяции гессенской мухи. Влияние паразитов на популяцию гессенской мухи авторы связывают с возможностью применения паразитов как одного из методов борьбы с указанным вредителем.

Преследуя цель разработать биологический метод борьбы, мы выполнили ряд соответствующих исследований над динамикой популяции гессенской мухи и ее паразитов.

Эти исследования проводились в Михайловском районе Воронежской области в 1938—1939 гг. по следующей методике. На соответствующих участках яровой и озимой пшеницы еженедельно с каждого поля по диагонали брались 100 растений и подсчитывался процент поврежденности стеблей. На этом же материале определялось количественное соотношение отдельных стадий развития гессенской мухи, начиная с личинки первого возраста до ложнококона. Этот материал после обработки распределялся по пробиркам, записывалась дата взятия пробы. Пробирки с ложнококонами ежедневно просматривались, регистрировался вылет паразитов и вредителя (дата вылета и количество вылетевших особей). Сейчас же после вылета паразиты помещались в спирт для дальнейшего видового определения.

Нашими наблюдениями выявлено, что гессенская муха успешно перезимовала в 1937/38 г. и в мае 1938 г. дала массовый вылет первой весенней генерации. Яйца гессенской мухи впервые найдены на озимой пшенице 5 мая. Наибольшая плотность яиц, достигавшая 200 штук на 1 м², пришлась на 5—10 мая (рис. 1). Первая весенняя генерация заразила озимые хлеба в пределах 60%.

С июня начинается растянутый вылет второй летней генерации гессенской мухи. Опытами установлено, что ложнококоны, собранные на полях еще в апреле, не дали в течение 1,5—2 месяцев ни паразитов, ни

гессенской мухи и только в июне вылетело очень небольшое количество гессенской мухи. Такая задержка вылета была вызвана пониженной влажностью воздуха. Второе летнее поколение мушки заразило яровую пшеницу в пределах 10—25%, но, как мы увидели, и этот процент был снижен паразитами (рис. 2).

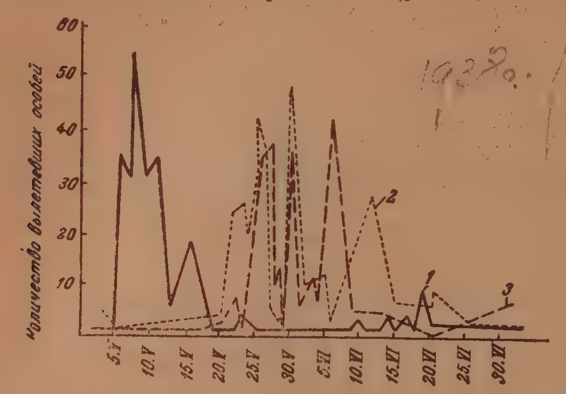


Рис. 1. Динамика популяции гессенской мухи и ее главнейших паразитов. (Озимая пшеница)
1 — гессенская муха, 2 — Merisus destructor Say., 3 Pleurotropis metallicus Nees.

Собранная на различных стадиях развития гессенская муха в течение мая — июня дала вылет паразитов, который в процентах к вылету гессенской мухи составляет на озимой пшенице 67,27%, на яровой — 82,93%.

Среди вылетавших паразитов оказалось семь видов, принадлежащих к семейству Chalcididae, и два вида из семейства Proctotrupidae, а именно Chalcididae: 1) Callitula bicolor Spin., 2) Merisus destructor Say., 3) Eupteromalus micropterus Lind., 4) Meraporus crassicornis Kurd., 5) Eupelmus atropurpureus Dalm., 6) Pleurotropis metallicus Nees., 7) Tetrastichus carinatus For.; Proctotrupidae: 1) Ceraphon sp., 2) Telenomus sp.

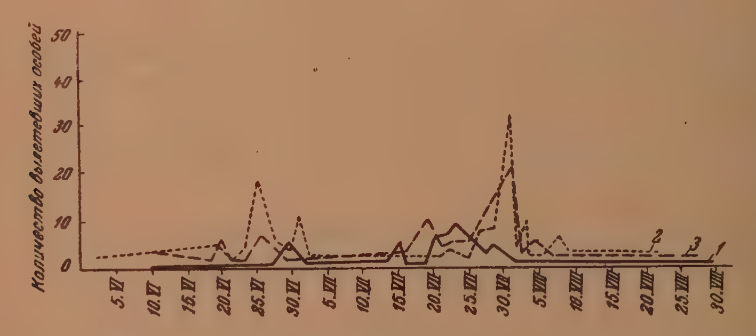


Рис. 2. Динамика популяции гессенской мухи и ее главнейших паразитов. (Яровая пшеница)

1 — гессенская муха, 2 — Merisus destructor Say., 3 — Ceraphon sp.

При определении роли каждого вида паразита в динамике популяции гессенской мухи было обнаружено, что все вышеуказанные паразиты дают вылет через несколько дней после массового лета гессенской мухи второй летней генерации. В дальнейшем вылет паразита совпадает с последующим вылетом третьей летней генерации. Таким образом с повышением числа генераций гессенской мухи повышается и число генераций паразитов, а следовательно, и общая зараженность паразитами вредителя.

На участках озимой пшеницы преобладает два вида паразитов: Merisus destructor Say. и Pleurotropis metallicus Nees. Эти паразиты сыграли основную роль в снижении популяции вредителя второй лет-

ней генерации. На участках яровой пшеницы также преобладают два вида паразита: Merisus destructor Say. и Ceraphon sp. Последний за весь период наблюдений был обнаружен только на яровой пшенице, т. е. на третьем летнем поколении гессенской мухи.

Ввиду большого значения паразитов гессенской мухи, целесообразно отметить некоторые особенности по каждому паразиту:

1. Callitula bicolor Spin. очень немногочислен на всех участках озимой и яровой пшеницы. Процент заражения гессенской мухи данным паразитом равен 1—3. Будучи паразитом обычно первого порядка, он живет на личинках гессенской мухи. Однако, как отмечает Никольская, не исключается возможность перехода его во вторичные паразиты.

2. Merisus destructor Say. является наиболее многочисленным из всех паразитов (39—45% на озимых и 22—23% на яровых). Массовый лет его начинается вскоре после окончания лета гессенской мухи второй генерации и идет параллельно с вылетом третьей генерации. Пакар [11] дает биологическое описание данного паразита и отмечает, что он паразитирует на личинках и свежих куколках гессенской мухи. Наблюдаются также случаи паразитизма Merisus destructor Say. за счет другого паразита — Eupteromalus. Таким образом наряду с полезной деятельностью он может быть и вредным.

3. Eupteromalus micropterus Lind. немногочислен, процент его вылета колеблется в пределах 8—16. Данный паразит, как и предыдущие два, может развиваться за счет других паразитов, т. е. является факультативным вторичным паразитом.

4. Meraporus crassicornis Kurd. очень немногочислен на всех участках. Процент вылета — 0,02. Курдюмов описал его как паразита гессенской мухи, обнаруженного в окрестностях Ленинграда.

5. Eupelmus atropurpureus Dalm. заразил гессенскую муху на озимой пшенице в среднем на 7% и на яровой — на 19%. Этот паразит вылетает вскоре после начала лета гессенской мухи всех генераций. В литературе отмечается, что E. atropurpureus Dalm. является многочисленным и широко распространенным паразитом, часто встречающимся в виде вторичного паразита, живущего за счет личинок Merisus destructor Say. и Callitula bicolor Spin.

6. Pleurotropis metallicus Nees. дал вылет 29,34%. Массовый лет начинается по окончании лета гессенской мухи первого летнего поколения, т. е. в конце июня, и захватывает первые числа июля. Единичный вылет имел место в июле и августе. В литературе отмечается, что этот паразит встречается на шведской мухе.

7. Ceraphon sp. обнаружен только на яровой пшенице. Процент вылета — 38,46. Вылетает одновременно с гессенской мухой.

8. Tetrastichus carinatus For. обнаружен только на одном участке в количестве пяти особей. Литературных сведений по данному виду не имеется (определен Никольской).

Сильная осенняя засуха в Воронежской области в 1938 г. неблагоприятно повлияла как на выходы озимых, так и на развитие гессенской мухи. Высокая температура и низкая влажность в течение летних и весенних месяцев 1938 г. вызвали не только задержку в развитии личинок и куколок гессенской мухи, но и большую их смертность.

Для более широкого изучения видового состава паразитов гессенской мухи в следующем, 1939 г., работа нами была продолжена в восточной части Воронежской области (в 1938 г. наблюдения проводились в южной части области). Наблюдения велись по той же методике, которой мы пользовались в 1938 г.

Наши исследования показали, что, несмотря на то, что в 1938 г. в восточной части Воронежской области наблюдался высокий процент

заражения пшеницы гессенской мухой (до 50%), в 1939 г. в той же части области плотность вредителя была очень низка, а именно: по материалам, собранным с двух участков озимой пшеницы (в сроки с 25 апреля по 12 июля 1939 г.), оказалось, что зараженность гессенской мухой в среднем достигала 5,25%.

Отмеченное нами понижение активности гессенской мухи подтверждается следующими данными: из собранных 178 личинок (в поздней стадии) и 459 ложнококонов дали вылет всего только 312 ложнококонов, остальные же или погибли, или впали в диапаузу. Из 312 ложнококонов 157 (или 50,6% от общего количества ложнококонов, давших

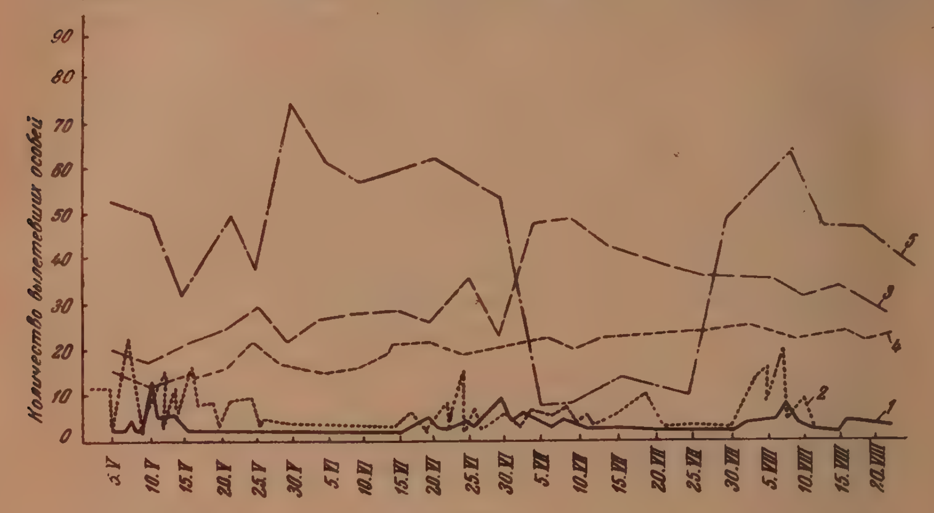


Рис. 3. Динамика популяции гессенской мухи и ее паразитов в зависимости от температуры и влажности воздуха. (Озимая пшеница)

1 — гессенская муха, *2* — паразиты гессенской мухи, *3* — температура поверхности почвы, *4* — температура воздуха на высоте 2 м от поверхности почвы, *5* — влажность воздуха

вылет) дали вылет 316 паразитов 8 видов и только остальные, т. е. 155 (49,4%), дали вылет гессенской мухи.

Вылетевшие паразиты принадлежали к семейству Chalcididae (6 видов) и к семейству Proctotrupidae (4 вида). Как правило, из каждого ложнококона гессенской мухи, зараженного паразитом из семейства Proctotrupidae, вылетало несколько паразитов.

По мере развития озимой пшеницы процент заражения ложнококонов паразитами скачкообразно повышается и к периоду сбора урожая достигает наивысшей степени. Таким образом можно считать, что оставшийся после сбора урожая запас гессенской мухи в сильной степени заражен паразитами

В течение всего срока сбора материала на яровой пшенице нам удалось собрать 337 ложнококонов, из которых оказались зараженными паразитами 223 ложнококона, т. е. 66,6%. На яровой пшенице, так же как и на озимой, из каждого ложнококона, зараженного паразитом семейства Proctotrupidae, вылетало несколько паразитов.

Наблюдениями за развитием гессенской мухи установлено, что в 1939 г., так же как и в 1938 г., она дала два максимума вылета и частично третий (рис. 3).

По нашим материалам, первый весенний максимум вылета гессенской мухи на полях озимой пшеницы приходится на 5—15 мая при температуре 15° С и относительной влажности воздуха 50%. Эти метеорологические условия способствовали благоприятному развитию гессенской мухи, так как они почти соответствовали оптимальным

условиям (температура 15—20° и влажность воздуха 60—70%) для развития ее личинок.

При снижении влажности воздуха до 10% лет гессенской мухи во второй летней генерации на участках как яровой, так и озимой пшеницы (рис. 4) был растянутый.

Отмеченные нами экологические условия объясняют также незначительный лет третьего поколения.

Что касается паразитов, то они, независимо от метеорологических условий, преследуют гессенскую муху на протяжении всего ее развития, очень часто доводя ее вылет до минимума. Однако в некоторых

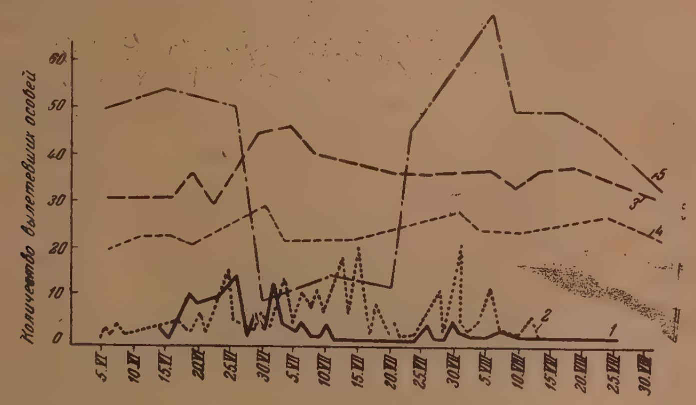


Рис. 4. Динамика популяции гессенской мухи и ее паразитов в зависимости от температуры и влажности воздуха. (Яровая пшеница)

1 — гессенская муха, *2* — паразиты гессенской мухи, *3* — температура поверхности почвы, *4* —температура воздуха на высоте 2 м от поверхности почвы, *5*—влажность воздуха

случаях паразиты вредителя переходят к вторичному паразитизму, уничтожая другие виды паразитов, и тем самым способствуют сохранению некоторого количества гессенской мухи.

Наши опыты, проведенные на полях озимой пшеницы, показывают, что Platygaster minutus весной вылетает раньше гессенской мухи и дает вылет из каждого ложнококона по нескольку особей. Из наших наблюдений и литературных данных можно заключить, что Platygaster minutus, точно так же, как и все остальные виды Proctotrupidae, является паразитом яиц гессенской мухи, способным поразить ее в ранней стадии. Кроме того, некоторые из Platygaster minutus имеют особую форму развития — полиэмбрионию (из одного яйца, отложенного в гессенскую муху, развивается несколько особей паразитов) и способны быстро развиваться в больших количествах.

Все вышеизложенное выделяет отмеченных нами паразитов как наиболее перспективных для применения их в борьбе с гессенской мухой.

Вслед за вылетом гессенской мухи нами наблюдается и вылет других паразитов из семейства Chalcididae (Merisus destructor Say., Eupelmus atropurpureus Dalm., Eupelmus microzonus F., Pleurotropis metallicus Nees., Eupteromalus micropterus Lind., Tetrastichus sp.) и из семейства Proctotrupidae (Platygaster hiemalis, Platygaster zorine, Ceraphon sp.).

Ознакомясь с видовым составом паразитов гессенской мухи, полученных с участков яровой пшеницы, можно сделать вывод, что они, так же как и на озимой пшенице, преследуют вредителя. Это обстоятельство значительно повышает процент поврежденности ложнококонов гессенской мухи последнего поколения.

Нашими наблюдениями выяснено, что главную роль в уничтожении гессенской мухи играли паразиты, принадлежащие к семейству Proctotrupidae (как это наглядно видно из приводимой таблицы); из них выделяется на озимых Platygaster minutus и Ceraphon sp. Последний в определенных количествах имеется и на участках яровой пшеницы. Что касается паразитов, принадлежащих к семейству Chalcididae, то здесь трудно выделить основной вид паразита, который играл бы главную роль в уничтожении вредителя.

№ участка	Культура	Общее колич. вылетавших паразитов	Сем. Chalcididae						Сем. Proctotrupidae			
			Merisus destructor Say.	Eupelmus		Pleurotropis metallicus N.	Eupteromalus micropterus L.	Tetrastichus sp.	Platygaster			Ceraphon sp.
				atropurpureus D.	microzonus F.				minutus	hiemalis	zorine ?	
1	Озимая пшеница	170	10,15	11,17	20,0	5,88	7,05	—	24,11	9,41	—	12,35
2		146	5,48	8,21	10,95	8,22	2,74	—	32,87	—	—	35,61
1		82	7,3	25,4	13,8	30,5	17,2	—	—	17,2	—	—
2	Яровая пшеница	128	16,9	21,0	9,3	9,3	15,7	5,4	—	3,92	—	17,97
3		68	4,4	4,4	19,1	12,0	19,1	23,4	—	—	10,3	7,0

Выводы

1. Паразиты играют значительную роль в изменении численности гессенской мухи. Они влияют на ее численность и при условиях, не благоприятных для ее развития, могут довести количество вредителя до минимума.

2. Наиболее перспективными паразитами в борьбе с гессенской мухой являются Platygaster minutus, Ceraphon sp., Merisus destructor Say. и Pleurotropis metallicus Nees.

Литература

1. Витгольм И. М., О гессенской мухе, Тр. Одесск. энтом. ком., 84—2, 1886.— 2. Жуковский А. В., История размножения гессенской мухи в Воронежской и Курской областях, Защита растений, № 4, 1935.—3. Курдюмов Н. В., Новые или малоизвестные паразитические перепончатокрылые, Рус. энтом. обозрение, XII (2), 1912.—4. Линдеман К. Э., Гессенская муха, монография, 1895.—5. Мейер Н. Ф., Наездники, выведенные в России из вредных насекомых, Изв. прикл. энтом., IV (1), 1929.—6. Никольская М. Н., Паразиты злаковых мушек и комарики из сем. Chalcididae (Hymenoptera), Биол. обозр., XXVII, № 1—2, 1937.—7. Поспелов В. П., Гессенская муха, ее естественные враги и меры борьбы с ней, Хозяйство, 10—14, 1907.—8. Цыганков С. К., К биологии мух, вредящих хлебным злакам, Тр. Полтавск. с.-х. опытн. станции, энтом. отд., XVI (90), 1930.—9. Hill a. Smith, Status of the hessian fly in Pensylvania and so on, J. Agr., 36 (2), 1928.— 10. Marchal P., Les cecidomyides des cereales et leur parasites, Ann. Soc. Ent. France, 66, 1897.— Packard C. M., Life histories and methods of rearing hessian fly parasites, J. Agr. Res., 6 (10), 1916.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

ВЛИЯНИЕ ОСОЛОНЕНИЯ РЕКИ МАЛЫЙ УЗЕНЬ НА ПАРАЗИТОФАУНУ НАСЕЛЯЮЩИХ ЕЕ РЫБ

В. Б. ДУБИНИН

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского
Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

ОСОБЕННОСТИ ИССЛЕДОВАННОГО БАССЕЙНА

Река Малый Узень, вытекая из водоемов системы Камыш-Самарских озер, в своем верхнем течении представляется типичной степной рекой с очень слабым падением в юго-восточном направлении. Когда река вступает в область полупустыни, русло ее сужается и мельчает и река кончается прямо в пустыне.

Гидрологический режим реки характеризуется следующим: 1) с начала апреля происходит повышение уровня вод (снеговая вода) и увеличивается течение, что совпадает по времени с нерестом рыб; 2) уже к началу мая течение останавливается, река мельчает и, местами пересыхая, разбивается перемычками до 1,5—3 км длиной на ряд неравных по величине водоемов. Вода некоторых водоемов или в отдельных пунктах их становится солоноватой или даже горько-соленой.

Однако в 1937—1939 гг. произошло нарушение упомянутого гидрологического режима, и весной 1938 и 1939 гг. практически отсутствовали подъем воды и промывание русла. Таким образом, еще летом 1937 г. русло р. Малый Узень разбилось на ряд замкнутых водоемов, сохранявших свою самостоятельность в течение трех лет, предшествовавших исследованию.

Работа проводилась на одном из таких отшнуровавшихся водоемов, протяжением около 100 км. Юго-западный конец водоема лежит в полосе солончаков, выщелачиваемых водой; последняя горько-соленого вкуса с большим процентом глауберовой соли. Наоборот, юго-восточный конец водоема имеет пресную воду, по химическому составу близкую к воде р. Волги. Солевая диффузия в пределах одного водоема протекает крайне медленно, так что на протяжении 10—12 км дает возможность наблюдать полную смену соленой воды на пресную.

Бросается в глаза разница в составе водных организмов солено- и пресноводных участков данного водоема. В первом наблюдается почти полное отсутствие жизни в воде. На берегах и дне водоема в огромном числе встречаются пустые раковины моллюсков: Lymnaea stagnalis, Planorbis corneus, Pl. marginatus, Anadonta cygnea, Unio sp., Sphaerium sp. и др. Полностью отсутствуют зоо- и фитопланктон. Живыми на дне изредка встречаются единичные речные раки (Potamobius astacus), личинки Chironomus sp. (из группы Ch. plumbeus) и личинки двух стрекоз (Sympetrum flaveolum, Lestes barbara). По словам местных жителей, обычно по веснам, когда река бывает проточна, здесь ловится большое количество раков и все моллюски бывают живыми. Однако за последние три года, вследствие непромываемости водоемов, появления живых моллюсков не наблюдалось, и исчезла рыба и раки. Наоборот, в пресноводном участке я встречал большое количество разнообразных планктонных и бентонических животных, характерных для фауны р. Волги.

Материал исследования

Учитывая гидрохимические особенности этих двух участков одного водоема, я задался целью выяснить влияние подобных условий на паразитофауну рыб. Исследования проводились в двух вышеупомянутых пунктах методом полного паразитологического вскрытия с охватом всех видов рыб, известных для р. Малый Узень. Кроме того, в ихтиологической лаборатории в Саратове мной исследованы два фиксированные формалином леща, добытые 2.IV.1937 в р. Малый Узень около с. Каньков мост, т. е. как раз в том месте, где в момент полевых работ наблюдалась максимальная соленость воды.

Систематическая часть

Простейшие (Protozoa). 1. Myxobolus dispar Theloan. Встречен на жабрах у 66,6% сазанов в соленоводной части водоема (пункт № 1). В пресноводном пункте № 2 паразитом были заражены все исследованные сазаны, плотва и 20% лещей. Интенсивность инфекции в обоих пунктах колебалась в пределах 1—19 цист простейшего на одну рыбу.

2. Myxobolus bramae Reuss. Заражает 23,8% лещей в пункте № 1, при средней интенсивности в 2,6 цисты на одну рыбу, и 70% лещей в пункте № 2, при средней интенсивности в 4,3 цисты.

3. Myxobolus sp. Одна циста встречена на жабрах судака в пункте № 2.

4. Myxosoma dujardini Theloan. Является частым жаберным паразитом рыб р. Малый Узень в обоих пунктах исследования (табл. 1).

Таблица 1

Заражение рыб Myxosoma dujardini

Виды рыб	Пункт № 1				Пункт № 2			
	Колич. исслед. рыб	Колич. зараж. рыб	% зараж.	Интенсивность зараж.	Колич. исслед. рыб	Колич. зараж. рыб	% заражения	Интенсивность зараж.
Rutilus rutilus	10	1	10,0	1	2	2	100?	2
Cyprinus carpio	12	—	—	—	6	3	50,0	1—5
Perca fluviatilis	26	4	15,3	1—3	14	11	78,5	1—16

5. Myxidium lieberkühni Bütschli. Найдены в мочевом пузыре одной щуки в пункте № 2.

6. Trichodina domerguei Wallengren. Восемь инфузорий встречены на коже двух лещей и одного судака в пункте № 2.

7. Costia necatrix Henneguy. Единичные жгутиконосцы найдены на коже одного четырехлетнего леща в пункте № 2.

Моногенетические сосальщики (Monogenea). Являются хорошими индикаторами солености воды. Все виды, за исключением Diplozoon paradoxum Nordm., встречались только в пресноводной части водоема.

8. Dactylogyrus crucifer Wagener. Найден на всех плотвах и на двух лещах. Количество сосальщиков на всех рыбах не превышало 10 экз. на одном хозяине (средняя интенсивность — 3,7 экз.).

9. Dactylogyrus zandti Bychowsky. Заражает 70% лещей при интенсивности в 1—5 экз. на одну рыбу. Кроме того, паразит найден у двух фиксированных лещей, добытых весной 1937 г. около с. Каньков мост.

10. Dactylogyrus falcatus Wedl. Единичные экземпляры сосальщика встречены на 40% лещей среди особей предыдущего вида. Максимально у одного трехлетнего леща было найдено 12 паразитов. Средняя интенсивность инвазии равна 2,1 экз. на одну рыбу. Один экземпляр D. falcatus найден у фиксированного леща.

11. Dactylogyrus anchoratus Dujardin. Заражает 83,3% сазанов при интенсивности в 1—6 (средняя 3,5 экз. на одну рыбу).

12. Dactylogyrus vastator Nybelin. Встречен у 50% сазанов при средней интенсивности в 4,3 экз.

13. Ancyrocephalus paradoxus Creplin. Найден на жабрах 42,8% окуней и у всех судаков из пресноводного пункта при средней интенсивности в 6,7 экз. на одну рыбу.

14. Tetraonchus monenteron Wagener. Обнаружен на жабрах трех щук в количестве 2—8 паразитов на одной рыбе.

15. Diplozoon paradoxum Nordmann. Паразит встречается в обоих пунктах у всех исследованных карповых рыб (табл. 2).

Таблица 2

Заражение рыб Diplozoon paradoxum

Виды рыб	Пункт № 1						Пункт № 2					
	колич. исследованных рыб	колич. зараженных рыб	% заражения	Интенсивность			колич. исследованных рыб	колич. зараженных рыб	% заражения	Интенсивность		
				минимум	средняя	максимум				минимум	средняя	максимум
Abramis brama . .	21	15	71,4	1	4,2	16	10	9	90,0	1	13,4	62
Rutilus rutilus . .	10	2	20,0	1	1,0	1	2	2	100?	1	?	4
Cyprinus carpio .	12	8	66,6	1	3,3	11	6	4	66,6	1	6,0	16
Итого . .	43	25	52,7	1	2,8	16	18	15	78,3	1	9,7	62

Соленость воды лишь очень незначительно сказывается на выживании D. paradoxum, что подтверждает утверждение Быховского о переселении последнего из морских соленоводных бассейнов и приспособлении к жизни на пресноводных видах рыб. Интересно, что D. paradoxum в условиях соленоводной части М. Узеня продолжают размножаться (наличие на жабрах Diporpa и яиц), хотя количество их в этом районе значительно меньше (встречены 3 Diporpa и 8 яиц), нежели на рыбах из пункта № 2 (19 Diporpa и 26 яиц).

Дигенетические сосальщики (Digenea). 16. Bucephalus polymorphus Baer. Метацеркарии B. polymorphus найдены на жабрах у 70% лещей и у всех сазанов, исследованных в пресноводной части водоема. Интенсивность инвазии 4—12 паразитов на одну рыбу (в среднем 6 экз.). Кроме того, 16 цист с метацеркариями найдены на жабрах обоих фиксированных весенних лещей. Взрослые B. polymorphus (= Gasterostomum fimbriatum Sieb.) найдены в кишечнике трех щук, также в пресноводной части водоема, в количестве 3, 4 и 110 экз.

17. Allocreadium isoporum Looss. Встречены в кишечнике одной плотвы (1 экз.), у 83,3% сазанов (37 экз.) и у одного зафиксированного весной леща. Все находки приурочены к пресноводному району.

18. Sphaerostomum bramae O. F. Müller. Заражают 42,8% окуней пресноводного района при интенсивности в 1,2 экз. на одну рыбу.

19. Asymphylodora tincae Müller. Встречены у 70% лещей и у 66,6% сазанов только в пресноводном районе. Средняя интенсивность инвазии для леща 5,4 экз., для сазана — 32, 5 экз. на одну рыбу. Один червь найден также в кишечнике фиксированного леща.

20. Azygia lucii O. F. Müller. Найдены только в желудке одного окуня (2 экз.) и одного судака (1 экз.). Щуки оказались свободными от паразита.

21. Diplostomulum spathaceum Rudolphi. Обнаружены в хрусталике трех видов рыб в обоих пунктах обследования. Кроме того, одна метацеркария D. spathaceum найдена в хрусталике одного фиксированного леща.

22. Tetracotyle variegata Creplin. Цисты паразита встречены в брюшной полости у 10% лещей (12 экз.), 33,3% сазанов (5—116 экз.) и у одной плотвы (14 экз.) в пресноводной части водоема. В соленоводном районе T. variegata найдены только у 30% сазанов при средней интенсивности заражения в 13 экз.

Круглые черви (Nematodes). 23. Philometra ovatum Zeder. Одна самка длиной в 115 мм встречена в полости тела одного двухлетнего сазана в пункте № 2.

24. Camallanus lacustris Zoega. В пресноводном районе зараженными паразитом оказались 42.8% окуней с интенсивностью в 1—5 экз. (в среднем 2,5 экз.) и три исследованных судака с интенсивностью в 1, 3 и 5 паразитов. В соленоводном районе были заражены один судак (один червь) и 27% окуней (семь окуней имели каждый по одному червю).

25. Rhaphidascaris acus Blochmann. Все встреченные черви оказались личинками и локализовались в печени рыб. В соленоводном районе они заражают 23,8% лещей со средней интенсивностью в 1,2 экз. и 25% сазанов с интенсивностью в 6,3 экз. на одну рыбу. В пресноводном районе черви встречены у 50% исследованных лещей

(средняя интенсивность 3 экз. на одну рыбу) и у 66,6% сазанов (средняя интенсивность 6 экз.). Кроме того, одна личинка Rh. acus найдена в печени у одного фиксированного леща.

26. Desmidocercella sp. (numidica (Seurat)?. В стекловидном теле глаза одного леща и у 38,4% окуней были встречены 15 очень мелких прозрачных и подвижных личинок, похожих на исследованных мной в дельте Волги Desmidocercella numidica (В. Дубинин [10]). Однако без экспериментального заражения ими цапель я воздерживаюсь от окончательного идентифицирования вида. Большинство личинок найдено у рыб из соленоводного района и только одна была найдена в глазу окуня из пункта № 2.

Паразитические раки (Crustacea parasitica). Найдены только в пресноводном районе исследованного водоема.

27. Ergasilus sieboldi Nordmann. Встречены на жабрах трех щук в количестве 9, 13 и 23 экз.

28. Achteres percarum Nordmann. Четыре рака собраны с жабр двух окуней и один из ротовой полости судака.

29. Argulus foliaceus Linné. Найден на одной плотве (2 экз), на двух сазанах (6 экз.), на двух судаках (3 экз.) и на двух щуках (2 экз.). Рачок в соленой воде из пункта № 1 погибал через 5—10 минут, тогда как в контрольном сосуде с водой из пункта № 2 оставался живым в течение двух суток.

Моллюски (Mollusca). 30. Глохидии были обнаружены на жабрах пяти лещей, двух плотвиц и одного судака в количестве от 30 до 54 экз. Возможно, что в первую половину лета интенсивность заражения в пресноводном районе является более высокой.

31. Saprolegniacea. Мицелии сапролегнии встречены в коже четырех лещей, один раз на хвостовом плавнике и в остальных случаях в ранках на боковой поверхности тела рыб.

Особенности паразитофауны рыб р. Малый Узень

Общий список паразитов рыб р. Малый Узень содержит 31 вид, из которых семь видов простейших, восемь видов моногенетических и семь дигенетических сосальщиков, четыре вида круглых червей, три вида паразитических раков, один вид моллюсков (глохидии) и один вид грибка.

Отсутствие пиявок согласуется с данными Догеля и Быховского [3] об отсутствии их в соленой части Аральского и Каспийского морей и с данными Быховского [1], не нашедшего пиявок у рыб из водоемов Западной Сибири с более или менее подсолоненной водой.

Наличие в одном водоеме двух участков, разнящихся соленостью воды, накладывает существенный отпечаток на характер и распределение фауны паразитов рыб р. Малый Узень.

Таблица 3

Количество видов паразитов у рыб р. Малый Узень

Виды рыб	Колич. исслед. рыб		Количество видов паразитов			Процент видов, выживающих в соленой воде
	пункт № 1	пункт № 2	в соленом пункте № 1	в пресноводном пункте № 2	в обоих пунктах	
Лещ, Abramis brama	21	10	5	14	4	35,7
Плотва, Rutilus rutilus	10	2	2	8	2	25,0
Сазан, Cyprinus carpio	12	6	5	13	5	38,4
Окунь, Perca fluviatilis	26	14	3	8	3	37,5
Судак, Lucioperca lucioperca	4	3	1	8	1	12,5
Щука, Esox lucius	—	3	—	6	?	?
Итого	73	38	9	31	9	29,03

В табл. 3 я суммирую данные по количеству видов паразитов у каждого вида рыбы из разных участков отшнурованного участка реки.

Из табл. 3 видно, что только треть видов паразитов изученных рыб переживает в соленой воде Малого Узеня. Однако анализ явления сокращения числа видов паразитов в соленой воде дает повод предполагать адаптированность некоторых групп паразитов, а тем более видов к существованию в соленой воде.

В табл. 4, подтверждающей это предположение, против каждого вида рыбы я показываю количество видов паразитов той или иной группы, зарегистрированных мной для соленоводного (числитель) или пресноводного (знаменатель) районов.

Таблица 4

Количество видов различных паразитов у рыб р. Малый Узень

Виды рыб	Protozoa	Monogenea	Digenea	Nematodes	Crustacea	Mollusca	Saprolegniacea
Abramis brama	1/4	1/3	1/4	2/1	—	0/1	0/1
Rutilus rutilus	1/2	1/2	0/2	—	0/1	0/1	—
Cyprinus carpio	1/2	1/3	2/5	1/2	0/1	—	—
Perca fluviatilis	1/1	0/1	0/3	2/2	0/1	—	—
Lucioperca lucioperca	0/2	0/1	0/1	1/1	0/2	0/1	—
Esox lucius	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	—	—
Итого	3/7	1/8	2/7	3/4	0/3	0/1	0/1
Выживают в соленой воде	43%	12,5%	28,5%	75%	0%	0%	0%

Приведенные данные показывают, что наиболее чувствительными к изменению химического состава воды являются эктопаразиты: Crustacea, Mollusca, Saprolegniacea и Monogenea. В этом отношении я вполне согласен с Быховским [1], который делит исследованные западносибирские озера по признаку наличия Monogenea, Branchiura и Copepoda parasitica. При этом, однако, надо иметь в виду, что среди Monogenea имеются виды (Diplozoon paradoxum), которые легко уживаются в достаточно соленой воде (Малый Узень), и, наоборот, соленоводные виды (Nitzschia sturionis), длительное время переживающие в пресной воде (Волга).

Большой процент выживаемости в соленой воде, отмеченный в табл. 4 для круглых червей и простейших, в данном случае, вероятно, стоит в связи с локализацией этих видов в тканях рыб (цисты простейших под эпителием жабр, личинки круглых червей и метацеркарии Digenea во внутренних органах). Однако если губительное воздействие растворенных в воде солей на эктопаразитов является непосредственным, то исчезновение одних эндопаразитов и сокращение численности других скорее стоит в связи не с изменением солевого состава крови и тканей в результате разницы осмотического давления в соленой и

пресной воде, а с вымиранием очень чувствительных к солям беспозвоночных — промежуточных хозяев паразитических червей. Подтверждением этому служат отмеченная во введении разница в животном населении пресноводной и соленоводной частей бассейна и исчезновение именно в последней тех видов червей, развитие которых происходит при посредстве промежуточных хозяев.

В результате проведенного исследования невольно напрашивается мысль о специфическом влиянии различных солевых комплексов водоемов на паразитофауну рыб. Для реки Малый Узень обеднение фауны паразитов в соленоводном участке водоема связано с присутствием в воде большого процента глауберовой соли, что делает данный бассейн по гидрохимическому режиму и влиянию на паразитов близким к некоторым озерам Барабинского района Западной Сибири (Быховский [1]) и Аральского моря (Догель и Быховский [3]). Каспийский солевой комплекс имеет значительно более слабое специфическое действие на паразитов рыб (Догель и Быховский [4]).

В литературе накапливаются многочисленные факты смены фаун паразитов у рыб при ана- и катадромальных миграциях и гибели паразитов от смены гидрохимических условий обитания рыб и их паразитов (Догель и Петрушевский [5], Догель [2], Догель и Марков [7], Хейц, Heitz [16] и др.). К сожалению, никто из авторов не изучает химического состава воды, в которой происходит столь резкое изменение в фауне паразитов, и не выявляет поэтому ведущего значения отдельных химических элементов. Это тем более необходимо, что такой анализ мог бы помочь нам в выработке комбинированного солевого комплекса, могущего оказать эффективное действие при проведении мероприятий по борьбе с паразитами.

Сравнивая солевые комплексы речной воды, пресных озер Западной Сибири и юго-восточной части Малого Узеня, мы замечаем, что они очень бедны хлоридами, но богаты карбонатами, тогда как воды морей, соленые воды группы Чанских озер и отдельных участков Малого Узеня содержат большой процент хлоридных и сульфатных солей (табл. 5).

Таблица 5

Сравнительное содержание солей в воде различных водоемов (в процентах)

Водоемы	Карбонаты	Сульфаты	Хлориды	Прочие
Вода океанов	0,4	10,2	88,7	0,7
Вода Каспийского моря	0,8	30,5	67,9	0,8
Вода Аральского моря	1,3	38,71	59,95	0,04
Вода соленой части р. Малый Узень	0,94	37,6	61,4	0,06
Вода пресноводной части р. Малый Узень	80,0	13,3	6,4	0,3
Вода рек	79,9	13,2	6,8	0,1

Эти группировки солей, видимо, и оказывают сильное действие на типично пресноводных паразитов. Наоборот, другие солевые комплексы (карбонаты) в пресной воде оказывают аналогичное губительное воздействие на типично морские формы.

Так, жаберные сосальщики *Mazocreas alosae* с сельдей и, в меньшей степени, *Nitzschia sturionis* с осетровых, судя по работам Догеля и Быховского [4], Иванова и Мурыгина [12], по исследованиям Николь-

ской (1939) и моим наблюдениям в 1935—1939 гг., начинают отмирать, как только сельди и осетры входят из Каспия в Волгу для икрометания. Отдельные экземпляры Mazocreas и Nitzschia я еще находил выше Куйбышева, но уже покатные рыбы все были свободны от сосальщиков.

С другой стороны, сельди, осетры и другие проходные рыбы, уходя в море из речной воды, уносят с собой чисто пресноводные формы, быстро погибающие в морской воде. Паразитофауна мальков осетровых рыб (В. Дубинин [10]), насчитывающая 12 видов паразитов, почти полностью уничтожается и замещается морскими формами.

Подобные отношения описаны для семги (Хейц [16], Догель и Петрушевский [6]), у которой ряд видов является морскими формами, встречающимися в пресной воде рек только у проходных рыб в период икрометания. Мальки семги и исследованный для контроля хариус (В. Дубинин [9]) заражены исключительно пресноводным паразитами, погибающими при возвращении семги в море. Также новоземельский голец (Salvelinus alpinus), мигрируя на 3—4-м году жизни в море, теряет всех эктопаразитов и некоторых эндопаразитов. Наконец, исследованные Догелем [2] угри показывают резкую разницу в паразитофауне при обитании в морском и пресноводном бассейнах и смену ее при передвижениях рыб.

Дополнительными примерами влияния солевого комплекса на изменение паразитофауны рыб могут служить сравнения фаун паразитов рыб Аральского моря из морского и опресненного районов (Догель и Быховский [3]), Амура (Догель и Ахмеров [8], Змеев [11]) и Охотского моря (Ляйман [13, 14]), данные Быховского [1] о паразитофауне рыб оз. Чаны и соседних пресноводных водоемов и, наконец, сравнение паразитофауны рыб пресноводного и соленоводного районов р. Малый Узень (табл. 3 и 4).

Нам кажется, что многочисленные опыты большого числа авторов (см. сводку Столярова [15]) по применению растворов отдельных солей различной концентрации должны пойти по линии широкого применения солевых смесей, каждый компонент в которых оказывает специфическое действие на разных паразитов.

Изучение данных предыдущих и настоящего исследований диктует более широкое применение глауберовой соли и различных сульфатов и хлоридов, оказывающих сильное действие на паразитов пресноводных рыб.

Литература

1. Быховский Б. Е., Паразитологические исследования на Барабинских озерах. Паразитол. сборник Зоол ин-та АН СССР, VI, 1936 — 2. Догель В. А., Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграции, Уч. зап. ЛГУ, № 7, вып. 3, серия биологическая, 1936.— 3. Догель В. А. и Быховский Б. Е., Фауна паразитов рыб Аральского моря, Паразитол. сборник, Зоол. ин-та АН СССР, IV, 1934.— 4. Догель В. А. и Быховский Б. Е., Паразиты рыб Каспийского моря, Тр. Комиссии по комплексному изучению Каспийского моря, вып. 7, изд. АН СССР, 1938.— 5. Догель В. А. и Петрушевский Ю. К., Паразитофауна рыб Финского залива, Тр. Петергофского биол. ин-та, № 10, 1933.— 6. Догель В. А. и Петрушевский Ю. К., Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги, Вопросы экологии и биоценологии, № 1, 1935.— 7. Догель В. А. и Марков Г. С., Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца (Salvelinus alpinus), Тр. Ленингр. об-ва естеств., т. 66, 1937.— 8. Догель В. А. и Ахмеров А. Х., Паразитофауна рыб Амура (в печати).— 9. Дубинин В. Б., Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни, Уч. зап. ЛГУ, № 7, вып. 3, 1936.— 10. Дубинин В. Б., Экспериментальные исследования над циклами развития паразитических червей некоторых животных дельты Волги (в печати).— 11. Змеев Г. Я., Сосальщики и ленточные черви рыб реки Амура, Паразитол. сборник Зоол ин-та АН СССР, VI, 1936.— 12. Иванов А. и Мурыгин П., Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Паразитические черви осетровых рыб. Работы по гельминтологии, Сб., посвященный 30-ле-

тию научной деятельности проф. К. Скрябина, 1937.— 13. Ляйман Э. М., Некоторые новые данные по гельминтофауне Дальнего Востока, Тр. III Всеросс. съезда зоол., анат. и гист., 1928.— 14. Ляйман Э. М., Паразитические черви рыб залива Петра Великого, Изв. Тихоокеанской научно-пром. ст., т. III, 6, 1930.—15. Столяров В. П., Действие медного купороса и некоторых других солей на эктопаразитов карповых рыб, Сб. работ Ленингр. зоотехнич. ин-та, вып. 2, 1939.— 16. Heitz A., Salmo salar, seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meere und im Süsswasser, Arch. für Hydrobiol., Bd. 12, 1918.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ КОСТИСТЫХ РЫБ, ИХ МОРФОЛОГИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Н. И. НИКОЛЮКИН

Кафедра зоологии Воронежского государственного педагогического института

Как известно, межвидовая гибридизация рыб представляет собой явление, сравнительно широко распространенное в природе,— явление, с которым приходится считаться почти каждому ихтиологу-систематику.

Отрывочные описания природных гибридов по немногочисленным, часто единичным, экземплярам мы находим в ряде ихтиофаунистических работ. Но так как точное диагносцирование таких гибридов далеко не всегда возможно, то в литературе о них имеется немало противоречий. Гейнке (Heincke [17]) высказал даже мысль о том, что некоторые формы, описываемые как гибриды, на самом деле, возможно являются не гибридами, а лишь последними остатками вымирающих промежуточных форм, связывающих близко родственные виды. Понятно, что подобные вопросы могут быть разрешены только путем эксперимента.

В настоящее время мы имеем уже довольно большую литературу по отдаленной гибридизации рыб. Однако внимание большинства авторов сосредоточивалось главным образом на нежизнеспособных, так называемых «гетерогенных» гибридах, т. е. межсемейственных и более отдаленных. Из жизнеспособных гибридов подробно исследованы в генетическом отношении плодовитые гибриды аквариумных живородящих рыбок сем. Poeciliidae. Также жизнеспособным, но бесплодным гибридам североамериканского сем. Centrarchidae посвящена работа К. и Л. Хеббс (Hubbs a. Hubbs [18]); главное внимание в их работах уделяется не морфологическим, а биологическим особенностям гибридов.

Что же касается морфологии экспериментально получаемых жизнеспособных гибридов рыб, то она еще мало разработана. До последнего времени оставались почти совсем неисследованными в этом отношении рыбы нашего Союза и, в частности, семейство карповых, представленное столь многочисленными видами и имеющее столь большое значение в нашей ихтиофауне и в нашем рыбном хозяйстве.

Мы поставили перед собой задачу исследовать межвидовых гибридов костистых рыб преимущественно в морфологическом отношении, с уделением особого внимания их систематическим признакам, и на основе результатов этого исследования подойти к выяснению сущности явления гибридизации, происходящей в природе. В связи с этой общей проблемой возникли и подчиненные ей вопросы о возможно-

сти гиногенеза у рыб, о характере наследования гибридами признаков исходных видов, о значении гибридологического метода для филогенетических исследований, а следовательно, и для систематики, об эволюционном значении гибридизации рыб и др. Экспериментальное изучение гибридизации рыб представляет определенный интерес и в отношении возможности применения ее в практике рыбного хозяйства.

Объектом нашего исследования служили главным образом искусственно выводимые, а отчасти и природные межвидовые гибриды костистых рыб бассейна Верхнего Дона. Только в некоторых случаях

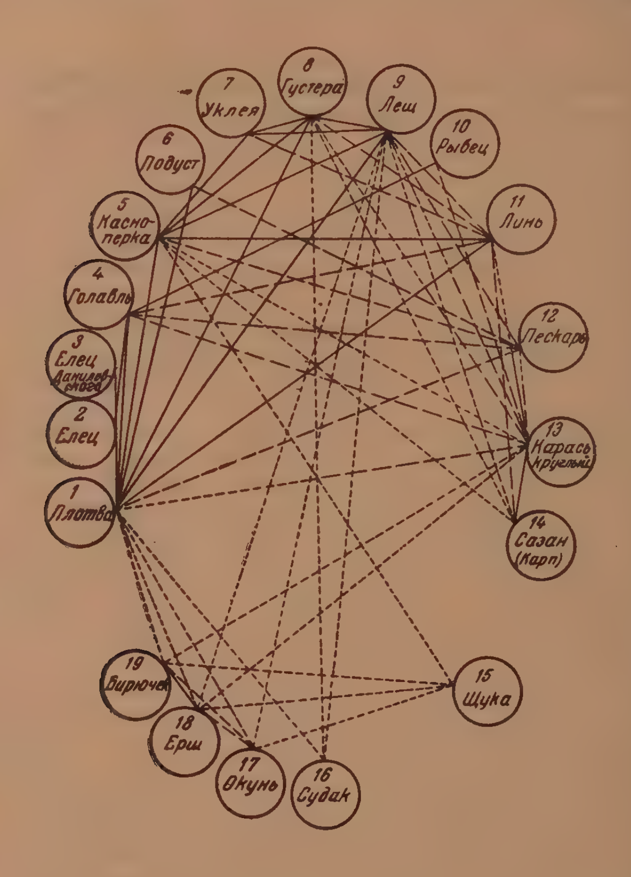


Рис. 1. Межвидовые скрещивания (F_1)

1—14 — Cyprinidae (*1—11* — Leuciscinae, *12* — Gobioninae, *13—14* — Barbinae); *15* — Esocidae; *16—19* — Percidae (объяснение см. в тексте)

эксперименты проводились исключительно в лабораторных условиях, чаще же использовались аппараты Сес-Грина и опытные пруды, что давало нам возможность получать гибридов в больших количествах, выращивать жизнеспособных из них в течение ряда лет до возраста вполне сформировавшихся рыбок (в отдельных случаях даже до половозрелости) и некоторых из них исследовать биометрически. Всего было выполнено 95 различных скрещиваний, из них: межотрядных, иначе говоря «гетерогенных» — 21, межродовых — 58, межвидовых — 3, возвратных — 7, тройных — 5 и межгибридных — 1.

На рис. 1 указаны все виды, участвовавшие в наших скрещиваниях; они принадежат к трем семействам, а именно Cyprinidae, Esocidae и Percidae, и соответственно к трем различным отрядам Teleostei. Здесь отмечены только те различия между полученными гибридами, которые относятся к их жизнеспособности; сплошными линиями соединены виды, от скрещивания которых получены вполне жизнеспособные гибриды; прерывистыми линиями обозначены частично или ограниченно жизнеспособные гибриды, а пунктирными — совсем нежизнеспособные; комбинированными линиями (напр., сплошной и пунктирной) отмечены те случаи, когда реципрокные формы гибридов значительно отличаются между собой по жизнеспособности.

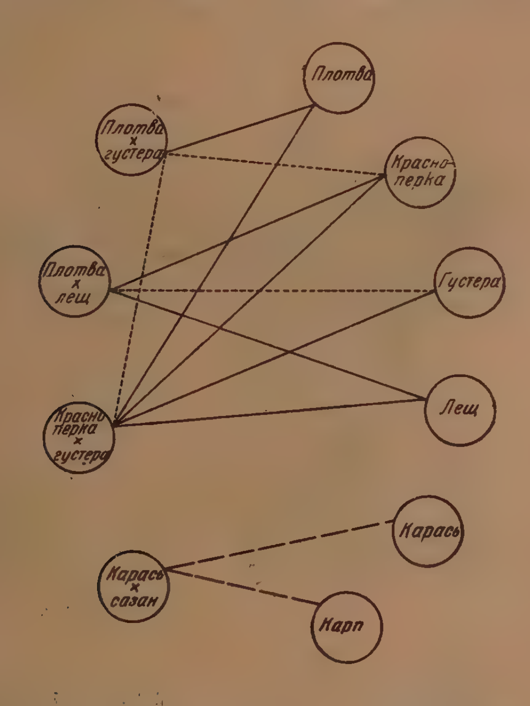


Рис. 2. Возвратные, тройные и межгибридное скрещивания (объяснение см. в тексте)

Подобным же образом построен рис. 2 для возвратных, тройных и межгибридного скрещиваний. Слева размещены гибриды первого поколения — плотва × густера, плотва × лещ, красноперка × густера и карась × сазан; справа указаны чистые виды, скрещенные с этими гибридами первого поколения.

Перехожу к краткому изложению полученных нами результатов.

«Гетерогенные» скрещивания всегда давали нам нежизнеспособных гибридов (рис. 1), причем эмбриональное развитие чаще всего останавливалось в период гаструляции и лишь в редких случаях достигало стадий патологических зародышей или личинок.

Наиболее интересным и в то же время наиболее трудным вопросом изучения «гетерогенных» скрещиваний является вопрос о том, получаются ли в результате этих скрещиваний истинные гибриды или здесь имеет место ложная гибридизация, т. е. гиногенез, причем сперматозоид лишь стимулирует яйцо к развитию, но в последнем не участвует. На основании изучения литературы по «гетерогенным»

скрещиваниям [4, 20] и на основании собственных наблюдений мы приходим к заключению о том, что одни из этих скрещиваний дают истинных, другие — ложных гибридов; возможно, что иногда даже потомство от одного и того же скрещивания развивается частично как истинно гибридное, частично как гиногенетическое.

С этой же точки зрения заслуживают внимания и некоторые межродовые скрещивания самки круглого карася (Carassius carassius). В ряде таких скрещиваний мы получали потомство, развитие большей части которого не шло далее стадии патологических эмбрионов; лишь незначительная часть этого потомства развивалась нормально и оказывалась жизнеспособной, но была представлена чисто матроклинными особями. Повидимому, эта последняя часть потомства является гиногенетической. Наиболее подробно в этом отношении нами [13]

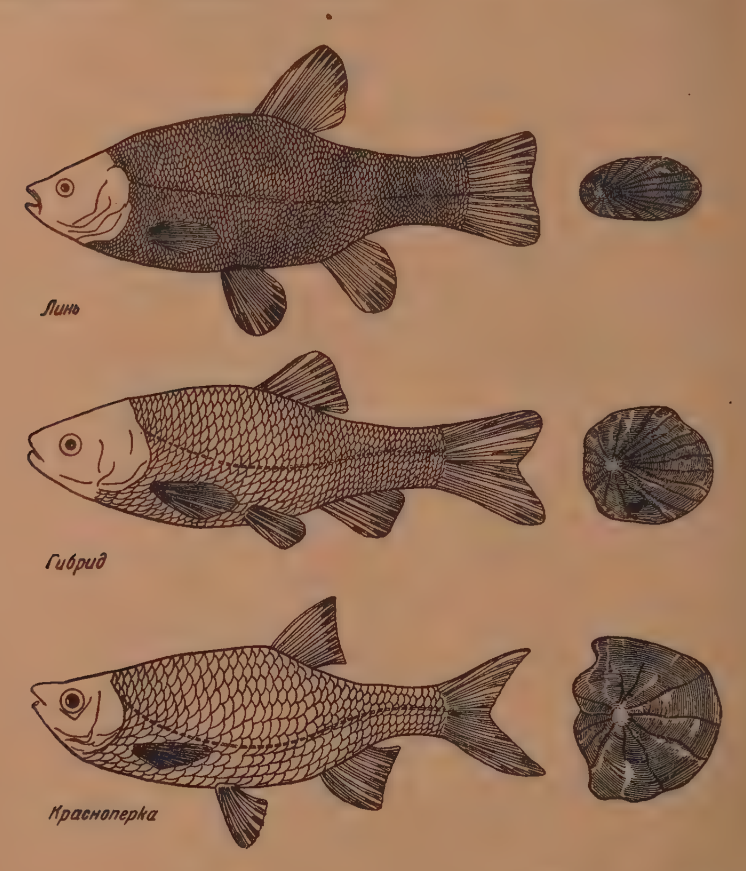


Рис. 3. Промежуточность гибрида красноперка × линь по отношению к исходным видам. Рыбы изображены схематично. Чешуи зарисованы с фотографий

были исследованы 49 рыбок, выращенных в результате скрещивания карася с голавлем; эти рыбки оказались совершенно сходными с чистыми карасями по всем важнейшим систематическим признакам.

Изучение другого вида карася — именно серебряного (C. auratus gibelio) из прудов украинского рыбхоза «Роток»,— карася, представ-

ленного там только самками, позволило нам сделать предположение о возможности гиногенеза и у этого вида, и притом в природных условиях. В самое последнее время Головинская и Ромашов [2] в результате специального экспериментального исследования по этому вопросу получили определенные указания на гиногенетическое размножение этого карася.

Переходя к межродовым гибридам Cyprinidae, в истинно гибридном характере которых сомневаться не приходится, прежде всего отмечу, что, как правило, в морфологическом отношении они занимают промежуточное место между исходными видами. Как показывает рис. 3, у гибрида между линем и красноперкой ясно выражена промежуточность в отношении формы плавников, величины глаз, положения боковой линии, чешуйчатого покрова и других признаков; промежуточны даже детали строения отдельных органов, величина чешуи, ее форма и структура: число и расположение радиальных бороздок, положение нуклеуса (Николюкин [10]). Промежуточность ясно проявляет-



Рис. 4. Среднее число разветвленных лучей в анальном плавнике. Скобками отмечены различия по этому признаку между гибридом и каждым исходным видом

ся и в строении отдельных костей черепа, в чем мы убедились на основании краниометрического изучения карпо-карася в сравнении с исходными видами.

По ряду признаков гибриды, будучи промежуточными, не занимают, однако, точно серединного положения между исходными видами, а несколько уклоняются в сторону того или другого из них. При этом иногда доминируют признаки, филогенетически более древние. В этом мы усматриваем проявление гибридного атавизма. Особенно интересно в этом отношении наследование числа разветвленных лучей в анальном плавнике. Так, например, каждый из гибридов от скрещивания густеры с плотвой, красноперкой и уклеей по среднему числу этих лучей уклоняется в сторону того из исходных видов, у которого это

число меньше, т. е. в сторону плотвы, красноперки и уклеи, но не в сторону густеры (рис. 4, *А*). То же самое мы имеем и у гибридов от скрещивания леща с теми же тремя видами (рис. 4, *Б*). Надо полагать, что многолучевые анальные плавники густеры и леща являются вторично измененными по сравнению с малолучевыми и что, следовательно, этот уклон гибридов в сторону видов с меньшим числом лучей носит закономерный атавистический характер.

С этой же точки зрения представляет интерес и наследование глоточных зубов межродовыми гибридами (Николюкин [11]). Как видно из таблицы, если у исходных видов, наряду с различными формулами зубов, встречаются, хотя бы редко, и одинаковые, то у гибридов эти одинаковые формулы преобладают над другими; так, у гибрида между плотвой и линем, за исключением одного экземпляра, мы имеем одну и ту же формулу 5—5; это — единственная общая для обоих исходных видов формула, причем ни у того, ни у другого из них она не занимает первого места по частоте встречаемости. Возникает вопрос, не являются ли такие одинаковые формулы наиболее близкими к формулам общих предков скрещиваемых видов; однако определенных указаний на это мы не имеем. Интересно, что при скрещивании видов, каждый из которых характеризуется только однорядными зубами, у немногих экземпляров гибридов встречается и двурядное расположение зубов, например у гибрида плотва × лещ. Это явление можно рассматривать как атавизм, указывающий на правильность мнения ряда ихтиологов (Васнецов [1], Гейнке [17], Чу, Chu [16] и др.), что однорядным зубам исторически предшествовали многорядные. В соответствии с этим находится и тот факт, что если у одного из скрещиваемых видов зубы двурядны, а у другого однорядны, то у гибридов значительно преобладает двурядность зубов (см. таблицу).

Формулы глоточных зубов

Виды рыб	Формула зубов: у исходных видов	Формула зубов: у гибридов
Лещ	5—5,6—5,5—6	
		6—5,5—5,5—6, 1.6—5 и др.
Плотва	6—5,5—5,6—6	
		5—5, (1.5—5)
Линь	4—5,5—4,5—5,4—4	
		4—4
Карась	4—4	
Елец Данилевского	2.5—5.2	
		1.6—5.1, 2.6—5.1, 1.5—5.1, 1.6—5.2 и др.
Плотва	6—5,5—5,6—6	
		1.5—5.1, 1.6—5.1, 1.6—5.2, 2.6—5.1 и др.
Густера	2.5—5.2, (3.5—5.3)	
		1.5—5.1, 1.5—5, 5—5.1, 2.5—5.1 и др.
Лещ	5—5,6—5,5—6	
		1.5—5.1, 2.5—5.2, 2.5—5.1, 1.5—5.2 и др.
Красноперка	3.5—5.3, (2.5—5.2)	

У ряда гибридов мы обнаружили матроклинные отличия между реципрокными формами, например в отношении числа лучей в спинном и анальном плавниках, формулы боковой линии и других признаков. Кривые, представленные на рис. 5, иллюстрируют ясно выраженную матроклинию в отношении числа позвонков у реципрокных форм

гибридов между Carassius и Cyprinus. Здесь мы видим, что кривая гибрида от скрещивания с участием самки карася сдвинута в сторону кривой карася, а кривая гибрида от скрещивания с участием самки карпа сдвинута в сторону кривой карпа.

Однако определенной закономерности в проявлении матроклинии не наблюдается. Так, в отношении числа разветвленных лучей в анальном плавнике мы обнаружили матроклинию у большинства, но не у всех исследованных нами гибридов; в частности, она имеет место при скрещивании леща с красноперкой, но не с плотвой, хотя эти два последние вида по числу лучей в анальном плавнике существенно не отличаются.

Что касается зависимости между степенью родства скрещиваемых видов и успешностью гибридизации, то, вопреки мнению Ньюмэна, мы приходим к выводу, что такая зависимость (правда, не строгая) существует, и, следовательно, гибридизацией мы можем пользоваться

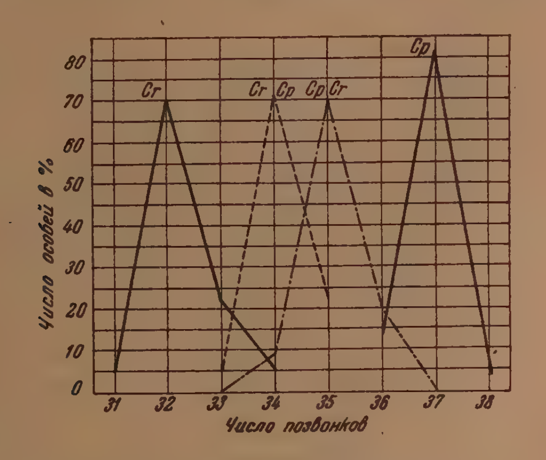


Рис. 5. Матроклинные отличия реципрокных гибридов по числу позвонков

Cr — Carassius carassius; *CrCp* — C. carassius × Cyprinus carpio; *CpCr* — C. carpio × C. carassius; *Cp* — C. carpio

в известной мере как одним из методов исследования филогенеза рыб (разумеется, сопоставляя данные этого и других методов). Надо сказать, что филогенетические взаимоотношения малых систематических групп в пределах семейства Cyprinidae до последнего времени оставались очень мало выясненными. Крыжановский [4] вперые широко использует эмбриолого-экологические данные при построении системы этого семейства. Результаты наших скрещиваний, так же как и результаты скрещиваний Крыжановского, подтверждают правильность выделения им подсемейств Leuciscinae, Gobioninae и Barbinae. Межродовые скрещивания в пределах одного и того же подсемейства Leuciscinae (рис. 1) дают обычно жизнеспособных гибридов; наоборот, скрещивания между представителями различных подсемейств (Leuciscinae, с одной стороны, и Gobioninae, с другой; Leuciscinae и Barbinae) дают гибридов ограниченной жизнеспособности или совсем нежизнеспособных; более отдаленные скрещивания дают исключительно нежизнеспособных гибридов.

Большой научный и практический интерес представляет вопрос о плодовитости или бесплодии межвидовых гибридов рыб. Вопрос этот экспериментально еще очень мало разработан, но на основании того,

что известно, можно считать вероятным, что многие из внутриродовых гибридов рыб являются вполне плодовитыми. Что же касается межродовых гибридов, то у них плодовитость нарушена в большей степени, но и здесь, повидимому, имеются постепенные переходы от полного бесплодия к полной плодовитости. Экспериментально нами установлена полная плодовитость самок ряда межродовых гибридов карповых рыб (Scardinius × Blicca, Rutilus × Abramis, Rutilus × Blicca). Эти самки по обилию текущей, годной для оплодотворения икры нисколько не уступают чистым видам. Самцы, как видно, чаще всего бесплодны, хотя и среди них могут встречаться отдельные по крайней мере частично плодовитые экземпляры. Карпо-карась среди гибридов между близкими родами выделяется по своему бесплодию; плодовитые экземпляры этого гибрида встречаются лишь как редкое исключение. Вместе с тем у карпо-карася мы обнаружили значительное численное преобладание самцов (до 87%) над самками, а также различные аномалии в строении половых желез (недоразвитие, асимметрия) и даже случай явно выраженного гермафродитизма.

Опыты получения потомства от межродовых гибридов карповых рыб дали нам положительные результаты [12]. Мы получили многочисленных вполне жизнеспособных гибридов от нескольких возвратных и тройных скрещиваний. В морфологическом отношении эти гибриды промежуточны между гибридом первого поколения и участвующим в скрещивании чистым видом. По некоторым признакам они, как и гибриды первого поколения, не занимают серединного положения между скрещенными формами, а уклоняются в сторону одной из них. При этом в наследовании числа разветвленных лучей анального плавника у гибридов F_B и тройных мы имеем ту же атавизацию, как и у гибридов F_1.

Интересно отметить, что потомство F_B от скрещивания гибрида красноперка × густера с тем и другим исходным видом несколько уклоняется по важнейшим систематическим признакам в сторону красноперки. Это позволяет предполагать, что при повторных возвратных скрещиваниях гибрида красноперка × густера с красноперкой тип последней будет восстанавливаться быстрее, чем при подобных же скрещиваниях с густерой будет восстанавливаться тип густеры; следовательно, если бы в природе возникли условия, благоприятствующие массовым скрещиваниям красноперки и густеры, а также возвратным скрещиваниям гибридов с каждым из исходных видов, то это могло бы вызвать увеличение численности и связанные с ним прогрессивные эволюционные изменения красноперки и противоположные изменения густеры.

Установленная нами способность самок некоторых межродовых гибридов карповых рыб к размножению по всей вероятности реализуется и в естественных условиях. Повидимому, и в природе встречаются гибриды от возвратных, а может быть, и от тройных скрещиваний, но диагносцировать их чрезвычайно трудно. Единичные экземпляры таких гибридов мы находили в Б. Подклетненском озере поймы Дона, которое, вообще говоря, изобилует гибридами Cyprinidae; некоторых из них мы предположительно относим к потомству от возвратного скрещивания гибрида плотва × лещ с плотвой. У нас создалось такое впечатление, что гибриды между плотвой и лещом, довольно многочисленные в этом озере (самки их вполне плодовиты), поглощаются в результате повторных возвратных скрещиваний преимущественно стадом плотвы, поскольку плотва здесь численно превосходит леща.

Эволюционное значение межвидовой гибридизации рыб очень ограничено, вследствие того, что в природе скрещивания происходят редко и еще реже они дают вполне плодовитых гибридов. Но даже и в тех

случаях, когда получаются плодовитые гибридные поколения, крайне маловероятна возможность возникновения нового вида в результате скрещивания, что нередко отмечается у растений. Среди рыб в этом отношении исключительный интерес представляет лишь одна мексиканская форма Mollienisia formosa. По мнению Хеббсов [18], форма эта возникла в результате скрещивания двух видов того же рода: M. sphenops и M. latipinna; в морфологическом отношении она является промежуточной между этими видами; представлена, как правило, только самками и, повидимому, размножается гиногенетически с участием самцов того или другого из исходных видов. Это — единственный среди рыб случай весьма вероятного возникновения гибридогенного вида. Как я уже отметил, серебряный карась, видимо, также может размножаться гиногенетически, но указаний на его гибридное происхождение мы не имеем.

Таким образом об эволюционном значении межвидовой гибридизации рыб мы можем говорить лишь в очень ограниченном смысле, имея в виду не образование новых гибридогенных видов, а лишь то, что сами исходные виды, скрещиваясь между собой, давая плодовитых гибридов и скрещиваясь с последними, становятся вследствие этого более изменчивыми, и это может оказывать некоторое влияние на их эволюцию. Правда, в большинстве случаев в естественных межвидовых скрещиваниях принимают участие столь немногочисленные особи, что это влияние совершенно ничтожно. Но в отдельных случаях гибридизация в природе может приобретать более или менее массовый характер — тогда и ее эволюционное значение становится более ясно выраженным.

Никольский [6, 7] отмечает очень большое количество гибридов между аральским и туркестанским усачами в р. Чу: гибридных особей здесь вдвое больше, чем особей аральского усача. Условия, способствующие скрещиванию этих видов, создались здесь, вероятно, в связи с теми изменениями, которые происходили в бассейне Аральского моря в четвертичный период.

По данным Редеке (Redeke [21]), в бассейне Рейна массовая гибридизация двух видов сельдей привела в течение последнего полустолетия к тому, что один из исходных видов, именно Alosa alosa, почти исчез, причем появившийся в большом количестве гибрид оказался в морфологическом отношении связанным постепенным переходом с другим исходным видом — с Alosa finta.

Бейли и Лэглер (Bailey a. Lagler [15]) обнаружили явление массовой гибридизации в сем. Centrarchidae (Сев. Америка), а Кэндлер (Kändler [19]) — в сем. Pleuronectidae (Балтийское море).

Вообще потенция скрещиваемости очень широко распространена среди рыб и особенно в сем. Cyprinidae. Так, любой из 18 родов этого семейства, водящихся у нас в бассейне Верхнего Дона, может участвовать в том или другом межродовом скрещивании, но только 11 родов принимают участие в образовании гибридов, найденных в природе; остальные успешно скрещивались в эксперименте.

Интересно, что в природе нам известно гораздо больше межродовых гибридов, чем внутриродовых; это объясняется главным образом тем, что различные роды в меньшей степени изолированы географически, чем виды одного и того же рода, а частично и тем, что внутриродовых гибридов значительно труднее распознавать, труднее отличать от чистых видов, чем межродовых.

Обычно в природе гибридизационная потенция рыб или реализуется очень редко — в единичных случаях, или совсем не реализуется. Но при изменении условий существования того или другого вида, например при изменении ареала его распространения, при захождении ареала одного вида в ареал другого, эта потенция может начать реализо-

ваться в столь значительной степени, что гибридизация охватывает множество особей. Возникающие таким путем плодовитые гибридные популяции могут участвовать в повторных возвратных скрещиваниях преимущественно с одним (а не другим) из исходных видов. Как я уже указывал, в нашем Подклетненском озере плодовитые самки гибрида плотва × лещ, вероятно, чаще скрещиваются с самцами плотвы, чем леща. Таким образом вследствие гибридизации численность особей одного вида может увеличиваться за счет уменьшения численности другого. Эволюционные изменения таких видов совершаются, конечно, в зависимости от естественного отбора, но все же на эти изменения может влиять и гибридизация, и притом тем в большей степени, чем большее число особей в ней участвует. При массовой гибридизации не исключена даже возможность постепенного поглощения одного вида другим, причем изменчивость поглощающего вида должна повышаться, и это может способствовать его полиморфизму.

Что касается указанного выше предположения Гейнке, что некоторые гибриды являются остатками вымирающих промежуточных форм, то в пользу этого у нас нет никаких данных. Во всяком случае возникновение многочисленных гибридных популяций надо считать вторичным явлением — следствием нарушения изоляции вида — той или другой формы изоляции, которая ранее препятствовала их свободному скрещиванию.

Несколько слов о практическом применении гибридизации рыб. Как в эволюции, так и в селекции гибридизация рыб должна иметь тем большее значение, чем мельче таксономические различия между скрещиваемыми формами. Внутриродовые гибриды, как более плодовитые, являются более интересными в селекционном отношении, чем межродовые. Но если даже и не преследовать селекционных целей, то все же можно выгодно использовать гетерозис первого поколения гибридов, который мы наблюдали почти у всех исследованных нами жизнеспособных межродовых гибридов карповых рыб. Наибольшее практическое значение имеет в этом отношении карпо-карась. Как показали наши опыты в условиях прудового хозяйства [8, 9], этот вполне жизнеспособный гибрид по скорости роста значительно превосходит карася, хотя несколько и уступает карпу, но выгодно отличается от последнего повышенной выносливостью — в частности, значительно лучше переносит неблагоприятные условия зимования. Поэтому карпо-карась представляет определенный интерес как объект для промышленного выращивания, особенно в неспускных водоемах.

В заключение надо сказать, что мы изучали гибридов рыб главным образом с точки зрения морфологии и систематики. Касаясь некоторых вопросов наследования у гибридов, мы, однако, не даем специального генетического анализа. Между тем проблема гибридизации — это, понятно, проблема прежде всего генетическая, и когда мы задаемся вопросом об использовании межвидовой гибридизации в рыбоводстве, о возможности создания новых форм рыб, сочетающих в себе хозяйственно ценные признаки различных видов, то мы наталкиваемся на значительные трудности, связанные с нашим незнанием генетики исходного материала. Мы почти ничего не знаем по частной генетике, по цитогенетике наших промысловых рыб. Работа в этом направлении только еще начинается — я имею в виду исследования Кирпичникова и Балкашиной [3] и др. С другой стороны, и генетики, как они сами признают, встречают ряд препятствий, связанных с вопросами, выходящими за пределы чисто генетических проблем,— с вопросами о скрещиваемости различных видов, о жизнеспособности гибридов, об их морфологических и биологических особенностях и т. д. Словом, проблема гибридизации, и в частности проблема гибридизации рыб, столь сложна и многогранна, что для ее дальнейшей успешной разработки

необходима комплексная работа генетиков, ихтиологов и представителей ряда смежных биологических дисциплин.

Выводы

1. Получены экспериментальные указания на возможность гиногенеза у костистых рыб, который в редких случаях, вероятно, имеет место и в природе (Carassius).

2. Обнаружены различия между реципрокными формами гибридов. Нередко эти различия имеют матроклинный характер (строгой закономерности в проявлении матроклинии не наблюдалось).

3. Подтверждено новыми фактами явление гибридного атавизма.

4. Установлена зависимость между степенью родства скрещиваемых видов и успешностью гибридизации; в связи с этим отмечено значение гибридологического метода исследования филогенеза малых систематических групп рыб.

5. Впервые получено многочисленное вполне жизнеспособное потомство от самок ряда межродовых гибридов Cyprinidae, и тем самым экспериментально доказана способность к размножению этих самок, которая, повидимому, реализуется и в природе.

6. Отмечена возможность влияния гибридизации на эволюцию исходных видов.

7. Установлено закономерное проявление гетерозиса у гибридов карповых рыб, что имеет немаловажное практическое значение.

Литература

1. Васнецов В. В., Эволюция глоточных зубов карповых рыб, Сб. пам. акад. А. Н. Северцова, 1, 1939.— 2. Головинская К. А. и Ромашов Д. Д., Исследование по гиногенезу у серебряного карася (в печати).— 3. Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И., Материалы по генетике и селекции карпа, Зоологический журнал, XIV, вып. 1. 1935; 2-е сообщение, Биологический журнал, V. № 2, 1936.— 4. Крыжановский С. Г., Некоторые результаты гетерогенной гибридизации рыб, Тр. Новоросс. биол. ст., I, вып. 6, 1937.— 5. Крыжановский С. Г., Система семейства карповых рыб (Cyprinidae), Зоологический журнал, XXVI, вып. 1, 1947.—6. Никольский Г. В., Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу, Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, XXXII, 1931.—7. Никольский Г. В., Материалы к познанию речного периода жизни аральского усача Barbus brachycephalus Kessler (Pisces Cyprinidae), Зоологический журнал, XXII, вып. 6, 1943.— 8. Николюкин Н. И., Межродовая гибридизация карпа, Тр. Воронежск. гос. ун-та, IX, вып. 2, 1937.— 9. Николюкин Н. И., О гибриде Cyprinus carpio L. × Carassius carassius (L.) в сравнении с исходными видами, Изв. Воронежск. гос. педагог. ин-та, III. 1938.— 10. Николюкин Н. И., Гибрид Scardinius erythrophthalmus (L., × Tinca tinca (L.), его эмбриональное развитие и морфология в сравнении с исходными видами. Бюлл. биол. ст. Воронежск. гос. педагог. ин-та, I, 1939.— 11. Николюкин Н. И. О глоточных зубах межродовых гибридов карповых рыб. ДАН СССР. XXX, № 9, 1941.— 12. Николюкин Н. И., Опыты получения потомства от межродовых гибридов карповых рыб, ДАН СССР, LI, № 9, 1946.— 13. Николюкин Н. И., О чисто матроклинном потомстве при некоторых скрещиваниях костистых рыб, ДАН СССР, LII, № 4, 1946.— 14. Appellöf A., Über einige Resultate der Kreuzbefruchtung bei Knochenfischen, Berg. Museums Aarbog, 1894.— 15. Bailey R. M. a. Lagler K. F., An analysis of hybridization in a population of stunted sunfishes in New York, Papers Michigan Acad. Science, XXIII, 1938.— 16. Chu Y. T., Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese Cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution, Biol. Bull. of St. John's University, No. 2, 1935.— 17. Heincke Fr., Variabilität und Bastardbildung bei Cyprinoiden, Festschr. 70. Geburtst. R. Leuckarts, 1892.—18. Hubbs C. L., a. Hubbs L. C., Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hydrid origin, Science, 76, No. 1983, 1932.—19. Kändler R., Über das Vorkommen von Bastarden zwischen Scholle (Pleuronectes platessa L.) und Flunder (Pleuronectes flesus L.) in des Ostsee, Rup. Conseil Expl. Mer., 94, No. 3, 1935.— 20. Loeb J., Heredity in heterogeneous hybrids, Journ. Morph., XXIII, 1912.— 21. Redeke H. C. Über den Bastard Clupea alosa-finta Hoek, Arch. Neerland. Zool., III, 1938.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ГАМБУЗИИ

И. Х. МАКСУДОВ

Кафедра зоологии Государственного педагогического института, Бухара

Введение

Физиология размножения рыб разработана недостаточно. Просматривая доступную нам литературу, следует отметить, что данные многих авторов весьма отрывочны, часто затрагивают не все стадии полового цикла, а лишь отдельные моменты его. Эти обстоятельства побудили нас систематически изучать физиологию размножения гамбузии (Gambusia affinis holbrookii Grd.) — рыбки, широко распространенной в Узбекистане в целях борьбы с малярией.

Гамбузия, хотя и отличается некоторыми особенностями своей биологии (живорождение) от промысловых рыб, является для всяких экспериментальных работ весьма ценным объектом. Она легко переносит условия аквариумного содержания, мечет мальков несколько раз за лето, что позволяет в течение короткого промежутка времени иметь рыбок, находящихся на всех стадиях полового цикла, и тем устранить влияние сезонных факторов.

Основной задачей данного исследования является изучение изменений показателей обмена в организме гамбузии в связи с различными стадиями полового цикла.

Рассматривая образование яиц как процесс, связанный с энергетикой организма (накопление запасов пластических веществ в яйце), мы прежде всего занялись изучением связи между количеством продуцируемых яиц и величиной обмена, с одной стороны, и весом тела, с другой. Так как увеличение потребления кислорода «во многих случаях является характерным моментом, определяющим усиление функций данного органа или системы органов» (Коштоянц [6]), то мы особое внимание обратили на потребление кислорода. Кроме того, нами были изучены выделение азота и изменения в содержании азота в мускулах и икре.

Само собой разумеется, что в связи с основной темой исследования пришлось разработать также и схему определения стадий полового цикла специально для гамбузии.

Материал и методика

Материалом для наших исследований, проводившихся в течение ряда лет, служили самки гамбузии из окрестных болот. В связи с возможностями влияния аквариумного содержания на физиологические процессы в организме рыб, материал для экспериментов всегда доставлялся свежий. Кроме того, для устранения влияния сезонности все исследования проводились в сжатые сроки, с середины июня до конца июля. Все исследованные показатели ставились в связь с весом рыб и стадией полового цикла.

Рыбки взвешивались на лабораторных весах с точностью до 0,01 г. Стадии же полового цикла определялись по особой шкале, о которой речь будет ниже.

Для определения потребления кислорода рыбки по одной заключались в тарированные склянки с притертыми пробками. Затем склянки с рыбками ставились вместо термостата в большой аквариум с водой. Опыты велись при температуре 26—29°.

Через 2 часа, с помощью сифона, воду переливали из респираторных склянок в кислородные, емкостью около 60 мл, куда пипетками добавляли соответствующие реактивы. Содержание кислорода определялось методом Винклера в модификации Ридль Стюарта. Параллельно определялось также содержание кислорода в контрольной склянке без рыбы. Таким образом выяснялось потребление кислорода каждой рыбкой в течение часа.

Что касается продуктов выделения, то, поскольку нашей целью было лишь установление интенсивности обмена в связи с половым циклом, было решено в данной работе довольствоваться только определением аммиака. Тем более, что, по нашим исследованиям, у самок гамбузии количество азота аммиака в выделениях составляет около 50% всего азота. Ввиду чрезвычайно малого количества выделяемого аммиака эксперименты пришлось вести в течение суток в открытых сосудах с 500 мл воды, прикрытых только стеклянными пластинками. Через сутки с помощью реактива Несслера и колориметра Дюбоска определялось количество азота аммиака.

Определение азота тканей производилось следующим образом: высушенные кусочки хвостового стебля (без кожи и плавников) и икры измельчались в порошок и обезжиривались эфиром. Навеска порошка (20—30 мг) сжигалась по микро-Кьельдалю (Коренман [5], Петрунькин [9]), и затем количество азота определялось с помощью колориметра Дюбоска путем прямой несслеризации (необходимо предупредить, что, ввиду чрезвычайной чувствительности реактива Несслера, анализируемую жидкость нужно сильно разбавлять, мы применяли разбавление 1 : 100).

Экспериментальная часть

1. Размеры рыб и количество яиц. Прежде чем приступить к чисто физиологической стороне вопроса, мы решили ознакомиться с количественной стороной процесса размножения гамбузии.

Как известно, у рыб весьма часто наблюдается повышение количества продуцируемых яиц с увеличением размеров тела. Это можно отметить также и для гамбузии, и, по нашим данным (Максудов [7]), коэффициент корреляции между весом тела и числом яиц у нее доходит до $r = \pm 0{,}94$. Но особый интерес для нас представляет не количество яиц, а их вес у рыбок различных размеров. Данные, иллюстрирующие связь между весом тела и весом икры, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Зависимость веса икры от веса тела рыб

Вес рыб, сг	60	80	100	120	140	160	180	200
Вес икры, сг	20	26	35	39	44	53	61	70
Вес икры в % от веса тела	33	32	35	32	31	33	34	35

Наиболее важным здесь является постоянство отношения веса икры к весу тела. Отсюда можно сделать вывод, что рыба на производство яиц отдает всегда определенную часть живой массы своего тела. Конечно, это бывает лишь в том случае, если питание тканей происходит нормальным образом. Всякое нарушение нормального питания тканей и органов прежде всего отражается на функционировании гонад. Это отмечается также Калашниковым [4], указавшим на связь между падением питания организма и дегенерацией половых продуктов.

2. Размеры рыб и обмен. Не менее важным для наших целей является и определение зависимости величины обмена от веса тела у самок гамбузии.

Вообще у рыб этот вопрос изучался неоднократно, хотя подход авторов к изучаемому явлению и был различен. Так, например, о связи между величиной тела и обменом у рыб можно судить из работ Кнауте (Winterstein [15]) над карпами, затем Кейса (Keys [12]), Уэлса (Wells [14]) над Fundulus. Кроме того, следует указать на работу Смиса [13], посвященную выделению азота.

Что касается гамбузии, то мы в специальном исследовании (Максудов [8]) показали, что между весом тела и потреблением кислорода существует определенная связь — с увеличением веса тела возрастает также и потребление кислорода, но это возрастание идет значительно медленнее, нежели вес рыбы. Из табл. 2 видно, что в то время как масса тела рыбы увеличивается в 3,6 раза, потребление кислорода увеличивается только в 2,2 раза.

Таблица 2

Вес и потребление кислорода

Вес, сг	30	50	70	90	110
O_2 в мг за 1 час	0,259	0,367	0,461	0,504	0,567

Аналогичного типа закономерности найдены были нами и в отношении выделения азота. Количество выделяемого азота также увеличивается медленнее, нежели вес тела. Из табл. 3 не трудно убедиться, что в то время как вес рыбы увеличивается в 2,6 раза, количество азота аммиака, выделенного рыбой, увеличивается только в 1,9 раза.

Таблица 3

Вес и выделение азота

Вес, сг	38	58	78	97
N в мг за 1 час	0,0193	0,0231	0,0296	0,0371

Таким образом мы можем заключить, что характер зависимости величины обмена от массы тела позволяет организму накоплять пластические и энергетические запасы по мере роста тела. Надо тут заметить, что отставание величины обмена от темпов роста тела не зависит от наращения количества неорганических веществ в теле рыбы. Это можно видеть из данных табл. 4.

Таблица 4

Содержание воды, золы и органических веществ в теле гамбузии

Весовая группа, сг	41—60	61—80	81—100	101—120
Вода, %	78,3	74,7	76,3	71,7
Жир в % сухого вещества	14,6	14,0	13,4	16,1
Другие орган. соединения, %	71,4	73,5	74,8	71,0
Зола, %	14,0	12,5	11,8	12,9

3. Беременность и потребление кислорода. В литературе (Скадовский [11]) имеются указания, что во время созревания яиц у рыбы резко понижается газообмен. Мы поставили перед собой задачу изучить это явление более детально. Определение потребления кислорода производилось в отдельности для каждой рыбы не менее двух-трех раз в течение недели до родов и до шести-семи раз после родов на протяжении 7—10 дней. Кроме того, производились и вскрытия для определения степени развития яиц и их числа. Всего в опыте была 41 рыба. Эксперименты велись при температуре 26°.

Для устранения влияния веса на величину газообмена нами был применен следующий прием. По ранее найденному уравнению связи между весом рыбы и потреблением кислорода определялась теоретическая величина потребления кислорода рыбами среднего веса (в нашем случае 110 сг), а также рыбами того веса, которые были в наших опы-

тах. Затем по отношению между этими величинами вычислялся множитель, на который умножались все полученные в опыте цифры. Таким образом влияние веса несколько сглаживалось, и цифры становились доступными для сравнения и получения средних. Данные этой серии экспериментов сведены в табл. 5.

Таблица 5

Потребление кислорода (мг) в 1 час до и после родов

До родов	После родов, день						
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
0,572	0,369	0,314	0,302	0,192	0,224	0,312	0,377

Таким образом мы видим, что у гамбузии после родов происходит резкое падение потребления кислорода. Вполне естественно, что абсолютная величина этого падения была связана с весом рыбы, но его относительная величина в процентах к дородовому потреблению кислорода оставалась довольно постоянной для рыб всех размеров (табл. 6).

Таблица 6

Потребление кислорода после родов рыбами разного веса

Вес, сг	40	70	100	120	160	190
O_2 в % к дородовому	50,8	53,7	49,5	49,7	50,2	49,6

Наиболее интересной в данном случае является динамика потребления кислорода после родов. Как видно из табл. 5, в течение первых пяти дней потребление кислорода постепенно падает, а затем начинается новое повышение. Параллельно проводимые вскрытия рыб показывают, что после родов в гонадах самок отсутствуют яйца, видимые простым глазом. Затем на второй-третий день они появляются в виде мелких белых зернышек и начинают расти и наполняться желтком; это длится около недели. В конце второй недели (10—14-й день после родов) уже попадаются яйца с явственно заметными эмбрионами. Следует при этом отметить, что все эмбрионы оказывались на равных стадиях развития. Сопоставляя данные вскрытия с данными о потреблении кислорода, не трудно заметить, что период пониженного потребления кислорода совпадает как раз с периодом роста яиц. Это, как нам кажется, указывает на резкие изменения в направлении физиологических процессов в организме рыб во время созревания яиц.

Выше было указано, что абсолютные величины падения в потреблении кислорода связаны с весом рыб. При этом возникает вопрос, не влияет ли на величину падения кислородного обмена количество развивающихся яиц.

Для выяснения этого вопроса были поставлены специальные эксперименты. В них, как и обычно, у беременных самок определялось потребление кислорода до и после родов. К каждой самке в аквариум подсаживали самца. Недели через две-три рыбку вскрывали и подсчитывали количество вполне зрелых и развивающихся яиц. Результаты этой серии наблюдений сведены в табл. 7.

Табл. 7 вполне ясно показывает, что падение потребления кислорода не связано с числом продуцируемых яиц и происходит только от изменения направления внутритканевого обмена.

Таблица 7

Количество эмбрионов и падение потребления кислорода (вес рыбок 70—90 сг)

Колич. эмбрионов	Потребление O_2 в мг			Колич. рыб
	до родов	после родов	разность	
9	0,239	0,159	0,080	5
13	0,330	0,152	0,178	9
18	0,224	0,157	0,067	4
24	0,343	0,201	0,142	12

4. Показатели обмена и половой цикл. В описанных экспериментах наблюдения велись в течение нескольких дней и рыбы содержались в аквариумах. Но в этом случае могло иметь место влияние аквариумного содержания на показатели обмена. Поэтому опыты были повторены с несколько иной методикой — обмен у рыб изучался на другой день после доставки их из естественного водоема. Разумеется, при этом уже нельзя было определить день развития яйца, а устанавливалась только стадия полового цикла.

Половой цикл у гамбузии, как рыбы живородящей и притом мечущей мальков несколько раз за сезон, естественно, несколько отличается от полового цикла других рыб и поэтому возникает необходимость выяснить стадии этого цикла специально для гамбузии.

Систематически делая вскрытия рыбок и изучая у них состояние половых продуктов, мы пришли к выводу о возможности разделить весь половой цикл у гамбузии на следующие стадии:

Первая стадия. После вымета мальков гонады спадаются и кажутся совершенно пустыми. Лишь под микроскопом можно различить яйца. Они прозрачны и обладают отчетливо видимым ядром.

Вторая стадия. Яйцеклетки теряют свою прозрачность и начинают расти. Вначале они становятся видимыми в виде мелких белых зернышек и вскоре начинают желтеть.

Третья стадия. Яйца становятся прозрачными, наполненными янтарно-желтой жидкостью. Однако рост их еще не закончился.

Четвертая стадия. На яйцах образуется бластодиск в виде легко различимого беловатого пятнышка. Цвет икры изменяется — икра приобретает оранжевый оттенок. Рост яиц еще продолжается.

Пятая стадия. На поверхности яйца явственно выделяется эмбрион с пигментированными глазами и телом. На этой стадии идет энергичное формирование тела эмбриона и его рост.

Шестая стадия. Эмбрион внешне вполне сформировался, еще имеющийся желточный мешок интенсивно рассасывается. Вырезанные из тела матери эмбрионы способны активно плавать и реагировать на зрительные раздражения (пугаются взмаха руки).

Седьмая стадия. Желток рассосался, малек перед вылуплением. Гонады переходят в первую стадию.

Стадии полового цикла, приведенные здесь, практически легко различимы. Конечно, между этими стадиями имеются переходы, но для нас они существенного значения не имеют. Даже более того, наблюдения над обменом показали, что все эти стадии можно объединить в группы следующим образом: A — начальный период, куда входит первая стадия нашей схемы; B — период роста яйца, включающий вторую и третью стадии; C — период эмбриогенеза — четвертая и пятая стадии; D — «личиночный» период — шестая и седьмая стадии.

Что касается показателей обмена на разных стадиях полового цикла, то весь полученный в экспериментах материал сведен в табл. 8.

Сопоставляя цифры по кислороду, полученные в этой серии экспериментов, с данными табл. 5, не трудно найти сходство — потребление кислорода сначала понижается, а потом вновь начинается подъем. Что касается выделения азота, то весьма интересным является здесь увели-

чение его количества в период роста яиц. Помимо абсолютных цифр, о ходе азотистого обмена можно судить и по отношению N/O. Увеличение последнего указывает на усиление роли азотистых веществ в энергетическом обмене. Анализ цифр, полученных в наших опытах, показывает, что в период роста яиц азотистый обмен интенсифицируется и начинает играть бо́льшую роль в энергетике организма. Уменьшение же отношения N/O после периода роста яиц указывает на сдвиг энергетического обмена в сторону углеводного и жирового и бо́льшую экономию в расходе азотистых веществ.

Таблица 8

Потребление кислорода и выделение азота в разные периоды полового цикла

Период	O_2 в мг за 1 час	N в мг за 1 час	N/O
A	0,342	0,0244	0,142
B	0,313	0,0292	0,187
C	0,349	0,0253	0,145
D	0,395	0,0282	0,143

Таким образом эта серия экспериментов также указывает на факт изменения направления обмена в период роста яиц.

5. Содержание азота в тканях и половой цикл. Эти изменения отражаются и на содержании азота в тканях хвостового стебля и икре. Данные об этой части наших наблюдений представлены в табл. 9.

Таблица 9

Содержание азота в хвосте и икре на разных стадиях полового цикла в процентах к сухому весу на обезжиренном материале

Стадия	Содержание N в	
	хвостовом стебле	икре
Первая	11,8	—
Вторая	8,1	—
Третья	8,9	7,2
Четвертая . .	8,2	8,9
Пятая	5,4	13,6
Шестая	9,5	7,0

Из табл. 9 мы видим, что содержание азота в хвостовом стебле снижается вплоть до пятой стадии, т. е. до стадии эмбриогенеза, и лишь в личиночной стадии оно вновь начинает повышаться. Самое интересное здесь то, что этот процесс не приостанавливается с началом эмбриогенеза, а продолжается некоторое время спустя. Это указывает на то, что снабжение яиц, resp. эмбрионов, энергетическими и пластическими ресурсами у гамбузии, повидимому, не ограничивается образованием яиц, а происходит также и на стадии эмбриогенеза.

Что касается содержания азота в яйцах, то оно увеличивается до начальных стадий эмбриогенеза с 7% на третьей стадии[1] до 13% на

[1] Количество азота в яйцах на более ранних стадиях технически трудно определить, так как яйца тогда с трудом отделяются от других тканей гонад.

пятой стадии и лишь затем начинает падать. Последнее, вероятно, зависит от расходования азотсодержащих веществ не только в качестве пластических, но и энергетических ресурсов.

Обсуждение результатов

Рассматривая результаты всех изложенных выше наблюдений, мы прежде всего должны обратить внимание на тесную зависимость числа или веса зрелых яиц от веса тела рыбы. Это явление мы рассматриваем как указание на то, что продуцирование яиц связано с количеством пластических веществ, накопленных во всех тканях тела, и при росте яиц должно происходить перемещение этих веществ. Следовательно, всякое изменение физиологических процессов в организме должно отражаться на деятельности гонад.

Отсюда на пути изучения физиологии размножения естественнен переход к изучению обмена. А так как величина обмена связана с весом тела рыбы, то мы прежде всего занялись изучением характера зависимости потребления кислорода и выделения азота от веса рыбы. Выяснилось при этом, что величина обмена в своем росте отстает от темпов увеличения веса тела (табл. 2 и 3). Это значит, что с ростом рыбы все большие и большие массы тела, так сказать, «инактивируются», превращаясь в своеобразные запасы пластических веществ.

Совершенно аналогичные выводы о накоплении энергетических и пластических запасов с ростом рыбы можно сделать и из исследования Ивлева [2], а также наших данных (табл. 4).

Таким образом рассмотрение характера связи между обменом и весом рыбы позволяет заключить, что благодаря накоплению в тканях запасов питательных веществ организм рыбы может отдавать на производство зародышевых клеток все больше и больше пластических веществ. Эти вещества в период роста яиц перестраиваются и перераспределяются.

Такой же вывод можно сделать на основании работ Рожанского [10] над белковым обменом. Он разделяет азотистый обмен на белковый, аминокислотный и конечный. Под первым подразумеваются обратные превращения аминокислот. Аминокислотный фонд, «центр всех превращений азотистых продуктов», может пополняться за счет пищевого и эндогенного клеточного протеолиза. Часть этих аминокислот вновь синтезируется в тканевые белки. «При этом место отложения белка может не соответствовать месту происхождения продуктов протеолиза..., как это наблюдается, например, в период нерестового голодания у рыб».

Затем из работ Ивлева [3] над голоданием рыб можно заключить, что организм рыбы, адаптируясь к измененным условиям, изменяет ход внутренних физиологических процессов «в сторону более высокого использования потребляемой энергии для процесса синтеза пластических веществ и более экономной траты на прочие потребности».

В нашем случае это изменение хода физиологических процессов приводит к росту яиц, и к этому процессу адаптируется весь организм рыбы. Таким образом здесь происходит изменение условий нормального функционирования организма и, адаптируясь к ним, рыба должна тратить энергию на прочие свои потребности более экономно. Поскольку же, в конечном итоге, организм для выполнения той или иной работы получает энергию путем окисления питательных веществ, то более экономная трата энергетических ресурсов, естественно, должна приводить к пониженному потреблению кислорода во время созревания половых продуктов. Кроме того, из табл. 5 видно, что после некоторого периода пониженного потребления кислорода последнее вновь начинает увеличиваться. По времени это совпадает с окончанием роста яиц. При этом оказывается, что величина падения связана только с живым весом рыбы, а не с количеством вновь развивающихся яиц (табл. 6 и 7).

Таким образом пониженное потребление кислорода является следствием изменения направления энергетических процессов в организме, самый же процесс перераспределения питательных веществ происходит аноксидативным путем. Нам кажется, что именно в этом и проявляется тот антагонизм между гонадой и остальным организмом, о котором пишет Скадовский [11].

Однако все это вовсе не указывает на понижение интенсивности обмена вообще. Он только меняет свое направление. Об этом можно судить по увеличению количества выделенного азота. Таким образом межтканевый обмен в период роста яиц только усиливается, и это связано, как видно из табл. 9, именно с перестройкой и перераспределением азотосодержащих веществ.

Интересно, что у гамбузии этот процесс не прекращается с началом эмбриогенеза. Эмбрионы, повидимому, получают необходимые им вещества не только от заранее накопленных в желтке пластических и энергетических ресурсов, но и непосредственно от организма матери.

Выводы

1. У гамбузии наблюдается весьма тесная связь между весом тела и весом продуцируемой икры.

2. Изучение связи между весом тела рыбы и величиной обмена показывает, что последняя нарастает медленнее, нежели вес. Это, естественно, должно приводить к увеличению энергетических запасов, могущих итти на производство яиц.

3. Показано, что в период роста яиц у самок гамбузии резко снижается потребление кислорода и возрастает выделение азота. Все эти изменения показателей обмена стоят в связи с изменением направления физиологических процессов в организме во время роста яиц.

4. Рост яиц происходит за счет других тканей тела путем перестройки и перераспределения имеющихся в них ресурсов пластических веществ.

Литература

1. Гартман М., Общая биология, 1936.—2. Ивлев В. С., Энергетический баланс карпов, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 2, 1939.— 3. Ивлев В. С., Влияние голодания на превращение энергии при росте рыб. ДАН СССР, т. XXV, № 1, 1939.— 4. Калашников Г. Н., Состав крови осетровых рыб в связи с обменом на разных стадиях полового цикла. Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 33, 1939.—5. Коренман И. М., Количественный микрохимический анализ, Л., 1936.—6. Коштоянц Х. С., Основы сравнительной физиологии, М., 1940.—7. Максудов И. Х., К вопросу об изучении плодовитости животных, Сб. тр. Бух. гос. пед. ин-та, 1938. —8. Максудов И. Х., Материалы к физиологии гамбузии, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. III, вып. 10, 1940.—9. Петрунькина А. М. и Петрунькин М. А., Практическая биохимия, Л., 1939.—10. Рожанский Н. А., О белковом обмене как части общего азотистого, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. IX, вып. 4, 1940.—11. Скадовский С. Н., Об изменении физиологических процессов у водных животных в зависимости от условий неорганической среды, Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 33, 1939.— 12. Keys A. B., The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals, Biol. Bull., vol. LIX, 1930.— 13. Smith H. W., The excretion of ammonia and urea by the gills of fishes, Journ. Biol. Chem., vol. LXXXI, 1929.—14. Wells N., Variations in the respiratory metabolism of Fundulus due to size, Physiol. Zoology, vol. 8, No. 3, 1935.—15. Winterstein H., Handb. d. vergl. Physiol., Bd. II, Jena, 1910.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

К ИЗУЧЕНИЮ ПОПУЛЯЦИИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ LACERTA AGILIS EXIGUA EICHW. В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Н. В. ЩЕПОТЬЕВ

Кафедра зоологии позвоночных Саратовского государственного университета и Саратовский областной музей краеведения

Значительная плотность поселений прыткой ящерицы (Lacerta agilis exigua Eichw.) в некоторых местообитаниях лесостепной зоны, ее вес в биоценозе и определенное экономическое значение придают интерес изучению этого вида, тем более, что, за редкими исключениями (Сергеев [12]), вопросам изучения популяций у рептилий уделяется мало внимания.

Материалом для исследования послужили сборы, проведенные мною в окрестностях г. Саратова и в Воскресенском районе Саратовской области в 1940, 1941, 1946 гг. Весь материал состоит из 566 экземпляров, из которых самцов 259, самок 307. По возрастным категориям: ad.— 316 экз., subad.— 112 экз., juv.— 138 экз. Все собранные ящерицы принадлежат к восточной форме — Lacerta agilis exigua Eichw.

Жизненный цикл

Пробуждение ящерицы в наших условиях начинается во второй половине апреля, причем совершается оно не одновременно. В первую очередь, в апреле, как правило, появляются взрослые ящерицы (трехлетние и старше), затем, в мае, остальные члены популяции — молодь прошлогоднего вывода и двухлетние взрослые ящерицы, впервые приступающие к размножению.

Залегание в спячку начинается в конце августа. Раньше исчезают взрослые ящерицы, затем молодь вывода текущего года. Вообще же залегание в спячку взрослых происходит не одновременно, и можно заметить их постепенное количественное уменьшение со второй половины августа. Молодь залегает в спячку в сентябре (15—20. IX). Такая же возрастная очередность залегания отмечена для Горьковской области Красавцевым [5] и для окрестностей Киева Даревским [3]. Очевидно, это стоит в прямой связи с накоплением жировых запасов в теле ящерицы. Таким образом, период активности прыткой ящерицы в наших условиях равен 4—5 месяцам.

Линька ящериц вообще двукратна (Красавцев [5]) — весной перед спариванием и летом после откладки яиц. Если весенняя линька происходит в популяции в более или менее ограниченные сроки, то вторичная линька после размножения растягивается на все лето. Линяющие экземпляры встречались начиная с июня и до первой половины августа (11. VIII). Самки линяют в июле, через 1—1,5 месяца после откладки яиц, самцы — в июле-августе. Полувзрослые ящерицы, повидимому, линяют один раз за лето.

Размножение. Половое созревание у ящериц наступает на втором году жизни. Спаривание начинается в мае и происходит, видимо, весь месяц. Уже в апреле семенники самцов увеличиваются в размерах и принимают цвет яичного желтка. В конце мая величина семенников уменьшается, доходя до минимума во второй половине июня, после чего наблюдается некоторое увеличение, обусловленное, повидимому, размножением интерстициальных клеток, т. е. подготовкой к новому сезону (рис. 1). Размеры семенников мною определялись относительно к длине тела.

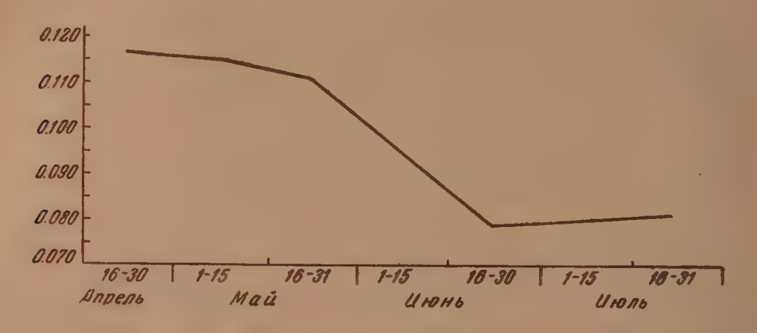


Рис. 1. Отношение длины семенников к длине тела у самцов прыткой ящерицы

Единичные самцы с увеличенными семенниками встречались и во второй половине июня, иногда вместе с самками. Возможно, что в отдельных случаях спаривание происходит и в июне.

По данным Даревского [3], прыткие ящерицы образуют брачное сожительство, причем даже 2—3-летнее. Такого рода фактов мне наблюдать не приходилось. Самцы с самками вместе попадались мне только в краткий период спаривания, когда они действительно могут прятаться от преследования в одну нору; чаще, однако, они, будучи вспугнуты, разбегаются в разные стороны.

Процесс созревания яиц у самок начинается в конце апреля. Сначала происходит общее незначительное увеличение всего яичника; потом начинает увеличиваться группа яиц в количестве 15—20 шт., принимающих желтую окраску. Диаметр их достигает 3—4 мм. Дальнейшая судьба яиц различна; часть из них, 6—7, редко 8, продолжает увеличиваться и по достижении 6—8 мм переходит в яйцеводы. На этот период и падает акт спаривания. Остальные яйца задерживаются в развитии и начинают деградировать, уплощаясь, сморщиваясь и теряя желтизну. Достигнув 10—12 мм в диаметре (по длине) яйца покрываются белой оболочкой. Зрелые отложенные яйца имеют 12—17 мм по длинной оси ($M = 14{,}7$ мм). Размер яиц стоит в прямой зависимости от размера (возраста) ящерицы.

Большинство авторов указывает количество яиц равным 4—8 (Положенцев [11], Либерман и Покровская [7], Шнитников [16], Дрягин [4], Терентьев и Чернов [14]). По нашим наблюдениям, количество зрелых яиц колеблется от 2 до 11, увеличиваясь у более взрослых ящериц (табл. 1). Более или менее нормальным нужно считать 6—7 шт., реже 8 ($M = 6$). Указания на количество яиц до 15, во всяком случае более 10 (Красавцев [5, 6], Меландер [8], Браунер [2], Шарлемань [15], Никольский [9], Платонов [10]), повидимому, объясняются ранними сроками вскрытия самок, до выхода яиц в яйцеводы и до начала деградации остающихся в яичниках увеличенных яиц.

Таблица 1

Количество зрелых яиц у самок прыткой ящерицы Lacerta agilis exigua Eichw. в зависимости от возраста (вскрыты до начала яйцекладки)

Количество яиц	Количество самок		В том числе			
			самки двух лет		самки старше двух лет	
	в абс. цифрах	в %	в абс. цифрах	в %	в абс. цифрах	в %
2	1	1,53	1	3,57	—	—
3	2	3,06	1	3,57	1	2,71
4	13	20,00	12	42,86	1	2,71
5	13	20,00	7	25,00	6	16,22
6	7	10,77	1	3,57	6	16,22
7	15	23,06	5	17,86	10	27,02
8	8	12,40	1	3,57	7	18,09
9	2	3,06	—	—	2	5,40
10	2	3,06	—	—	2	5,40
11	2	3,06	—	—	2	5,40
M=6	65	100	28	100	37	100

Откладка яиц начинается у большинства самок в первой декаде июня, продолжается весь июнь и заканчивается ко второй декаде июля (рис. 2). В отдельных случаях наблюдается значительно более ранняя откладка яиц (19. V. 1946, 25. V. 1940) и самки с незрелыми, но довольно крупными яйцами наблюдаются уже во второй половине мая.



Рис. 2. Процентное соотношение состояния размножающихся самок прыткой ящерицы

1 — самки с незрелыми яйцами, 2 — самки со зрелыми яйцами, 3 — самки, отложившие яйца

Момента откладки яиц в естественных условиях мне наблюдать не пришлось, но, имея в виду, что у ряда ящериц Средней Азии откладка происходит не одновременно (Андрушко и др. [1]), а также и то, что количество зрелых яиц в яйцеводах ящериц, вскрытых в третьей декаде июня, колеблется от 8 до 3, нужно полагать, что и наша прыткая ящерица откладывает яйца не все одновременно.

Помимо растянутости откладки яиц у каждой особи, в популяции в целом откладка также растягивается, почти до полутора месяцев (рис. 2).

Интересно отметить глубокое изменение суточного цикла и поведения у самок, готовящихся к откладке яиц. Такие самки (по наблюдениям в неволе) находились в активном состоянии всю светлую часть дня, тогда как обычно они сидели в убежищах до 10—11 часов, пока солнце не начинало освещать окно, на котором стоял террариум. При этом они шипели, старались убежать или угрожающе открывали рты уже при подходе кого-либо к террариуму. После откладки яиц поведение и суточный цикл возвращаются к норме.

Молодь выходит из яиц в конце июля — в начале августа. Средние размеры тела молоди, пойманной в августе, равны 35 мм. Но отдельные экземпляры могут достигать 48 мм (11. VIII. 1940), что говорит о более раннем выводе. Вместе с тем в сентябре встречаются молодые длиной 38—40 мм (17. IX. 1940), т. е. явно относящиеся к более поздним выводам. Некоторая часть молодых в конце августа линяет.

Динамика популяции

Вопросы динамики популяции у рептилий впервые в нашей литературе затрагивались Сергеевым [12] в его работе о популяции скалистой ящерицы. Новизна вопроса и отсутствие установленной методики не могли не сказаться на настоящем разделе моей работы.

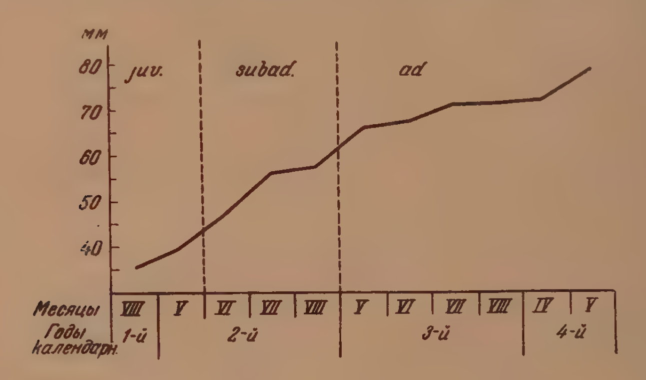


Рис. 3. Кривая роста прыткой ящерицы

Популяция прыткой ящерицы состоит из особей трех категорий: молоди, полувзрослых, не размножающихся ящериц и взрослых, половозрелых. Размеры ящериц (длина тела) вполне характеризуют указанные категории.

Неполовозрелые, полувзрослые особи в июле-августе почти сближаются по размерам со взрослыми, но отличаются от последних более тонким, стройным телом. Хорошим показателем являются и половые железы, причем семенники у неполовозрелых самцов, кроме меньшей величины, характеризуются бледножелтым, почти белым цветом; у неполовозрелых самок яичники малы, а яйцеводы почти не выражены.

Категория взрослых ящериц довольно четко, особенно в апреле-мае, может быть разделена на группы: двухлетних ящериц, размножающихся впервые, и более старых, трех-четырехлетних. Помимо общего габитуса, такое разделение возможно по окраске самцов, по пятнистости щитков головы, обычно усиливающейся с возрастом, и т. п.

Существенным признаком служит длина тела (от конца морды до anus). Средняя длина тела половозрелых ящериц Саратовской области колеблется между 75 и 80 мм. Такого размера ящерицы достигают на третьем году жизни (четвертом календарном).

На рис. 3 мы попытались представить кривую роста ящериц. Она составлена на основании средних размеров возрастных категорий ящериц, выведенных для каждой категории в разрезе месяцев года. Следовательно, кривая отражает средний рост идеальной особи в популяции, а не рост конкретной особи.

Обращает на себя внимание довольно равномерный подъем этой кривой. В первый год жизни ящериц их ежемесячный прирост доходит до 10 мм, и ящерицы достигают 60—65 мм ($M = 57{,}9$). На второй год жизни прирост сокращается до 3—5 мм в месяц. Здесь, повидимому, играет роль участие в размножении, требующее определенной затраты общей энергии организма. На ход прироста оказывают влияние и климатические условия данного года и связанные с этим условия кормности. В засушливый 1946 год прирост полувзрослых ящериц был значительно слабее.

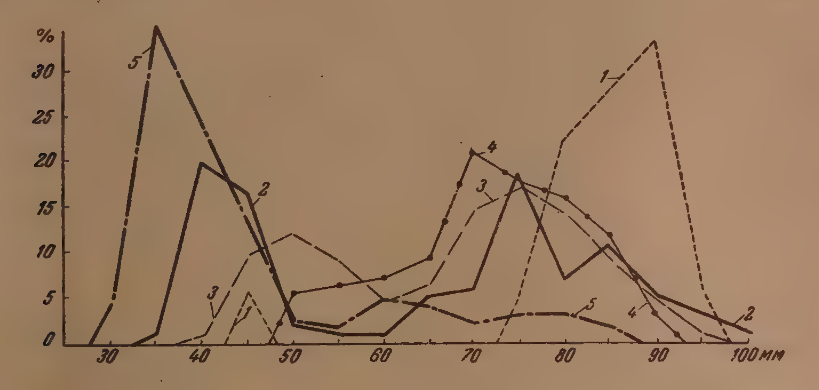


Рис. 4. Динамика популяции прыткой ящерицы на протяжении года (по данным 1940, 1941, 1946 гг.)
1 — апрель, 2 — май, 3 — июнь, 4 — июль, 5 — август

Полных размеров в наших условиях, т. е. 95—98 мм, ящерицы достигают, очевидно, на четвертом году жизни (пятом календарном).

Рис. 4 показывает динамику популяции прыткой ящерицы на протяжении года.

В апреле, если не считать одиночных экземпляров прошлогодних молодых, популяция представлена старыми ящерицами, которые уже проснулись и приступают к размножению ранее двухлеток. Майская кривая наиболее правильно отражает весеннее состояние популяции, так как пробуждение уже полностью закончилось. Она интересна тремя вершинами: первая вершина образована прошлогодней молодью, вторая и третья — размножающимися ящерицами. При этом вторая вершина представлена ящерицами, зимовавшими дважды и впервые участвующими в размножении, а третья вершина — более старыми ящерицами. В июне вторая и третья вершины сливаются за счет подрастания двухлеток, а первая вершина начинает передвигаться вправо за счет подрастающей прошлогодней молоди. В июле все вершины сливаются. В августе появляется молодь данного года рождения и начинают залегать в спячку взрослые ящерицы. Поэтому вершина кривой резко меняет свое положение, передвигаясь влево.

В течение всех месяцев вершины кривых, представляющие взрослых ящериц, перемещаются по оси абсцисс в незначительных преде-

лах, колеблясь между величинами 70—90 мм. Из этого можно заключить, что основную часть популяции представляют двух-трехлетние ящерицы из категории adultus.

Количественное соотношение полов у прыткой ящерицы близко к 1 : 1, но с возрастом количество самцов уменьшается (табл. 2). Немаловажную роль в этом должна играть значительная активность самцов в период спаривания. Не говоря уже о том, что самцы, разыскивающие самок, более подвержены нападению врагов, они, вследствие возбуждения, теряют инстинкт самосохранения. При ловле самцов в апреле-мае неоднократно случалось, что самец, которого не удавалось сразу поймать, не убегал, а принимал угрожающую позу или даже кусал палец.

Таблица 2

Количественное соотношение полов у прыткой ящерицы в зависимости от возраста

Возрастный состав	Самки		Самцы		Всего	
	колич.	%	колич.	%	колич.	%
Juv.	63	45,6	75	54,4	138	100
Subad.	58	51,8	54	48,2	112	100
Ad.	186	58,8	130	41,2	316	100
	307	54,2	259	45,8	566	100

Для определения количественного состава популяции по возрастным группам мы на некоторых участках старались выловить всех обитающих здесь ящериц. Таких проб из популяции было взято четыре, а именно: 28. V. 1946 — 16 ящериц; 23. VI. 1946 — 66 ящериц; 20. VII. 1946 — 49 ящериц; 20. VIII. 1946 — 28 ящериц.

Результаты этих проб (табл. 3), с одной стороны, подтверждают мнение о ведущей роли в составе популяции двухлетних ящериц, с другой — уточняют очередность залегания ящериц в спячку.

Таблица 3

Количест[illegible] состав популяции прыткой ящерицы по данным проб

Возрастный состав	Май		Июнь		Июль		Август		Всего	
	колич.	%	колич.	%	колич.	%	колич.	%	колич.	%
Juv.	4	25,0	—	—	—	—	24	85,7	28	17,6
Subad.	—	—	11	16,6	7	14,3	1	3,5	19	11,9
Ad. двухлетние	2	12,5	37	56,0	24	49,0	3	10,8	66	41,5
Старше двух лет	10	62,5	18	27,4	18	36,7	—	—	46	29,0
Всего	16	100	66	100	49	100	28	100	159	100

На основании собранного материала средний состав популяции прыткой ящерицы в условиях лесостепи нижнего Поволжья (Саратовская область) может быть представлен следующими соотношениями. На одну самку старше двух лет приходится 2,76 молодых (прошлогод-

него вывода), 2,38 двухлетних самок и 1,38 двухлетних самцов и 0,98 самцов старше двух лет. Эти цифры позволяют сделать попытку подсчитать ход отмирания популяции прыткой ящерицы. Поскольку на 1 самку старше двух лет приходится 7,2 яйца и только 2,76 экз. молодых, то, очевидно, основная редукция популяции совершается за счет отложенных яиц, требующих для своего развития определенных условий влажности (Либерман и Покровская [7]), и вследствие гибели зимующей молоди. Второй год жизни уменьшает оставшуюся часть популяции менее значительно, но в общем к третьему-четвертому году сохраняется лишь 13,6% особей от количества отложенных яиц. Это и объясняет, почему в популяции ящериц Саратовской области предельным размером тела является длина в 96 мм, а продолжительность жизни ящериц, очевидно, не превышает 4—5 лет.

Из врагов ящериц в наших условиях следует указать коршуна, пустельгу, сорокопута большого (и, наверное, жулана), гадюку, медянку (Coronella austriaca), полозов (Elaphe dione и Coluber jugularis, однако последний крайне редок). О том, что ящерицы в значительной степени подвергаются нападению врагов, говорит довольно большое число ящериц с аутотомированным хвостом, составляющее ко всему собранному материалу 17,3%. Для степных местообитаний количество случаев аутотомии хвоста, поднимается до 23,2%, для лесных — снижается до 12,3%. Повидимому, более серьезными врагами являются именно хищные птицы, которые, конечно, в степи имеют больше шансов поймать ящерицу, чем среди кустарников.

По возрастам ящерицы с аутотомированным хвостом разделяются так: молодь — 12,3%, полувзрослые — 8,9%, взрослые — 22,4%. К сожалению, определить, в каком именно возрасте взрослая ящерица потеряла хвост, слишком трудно, тем более, что регенерация происходит довольно быстро, и если потеря невелика (15—20 мм), то через 2—2,5 месяца заметить разницу между основной и регенерировавшей частями практически невозможно.

Выводы

1. Количество яиц у прыткой ящерицы колеблется от 2 до 11 в зависимости от возраста самки. Нормальным должно считаться количество в 6—7 штук. При созревании в яичнике начинает увеличиваться группа из 15—20 яиц, однако полного созревания достигают в среднем 6—7, реже 8 яиц, которые и переходят в яйцеводы. Остальные подвергаются деградации в яичнике.

Мнение ряда авторов о том, что количество яиц у ящериц выше 10 штук (до 15) основано, очевидно, на раннем вскрытии самок, до начала процесса деградации.

2. При разделении популяции прыткой ящерицы на три возрастные категории — juvenis, subadultus и adultus — можно определить, что основную часть популяции составляют 2—3-летние особи из категории adultus.

3. Анализ количественного состава популяции позволяет предположить, что отмирание популяции происходит, в основном, за счет гибели яиц и зимующей первую зиму молоди. К 3—4-му году сохраняется лишь 13,6% особей от количества отложенных яиц.

4. Процесс отмирания и динамика популяции на протяжении года дают основание считать предельную продолжительность жизни прыткой ящерицы в лесостепной части Нижнего Поволжья равной 4—5 годам.

5. Изучение хода роста особи говорит о том, что в первый год жизни ящериц их ежемесячный прирост доходит до 10 мм и ящерицы достигают 60—65 мм ($M = 57,9$); на второй год прирост сокращается до 3—5 мм в месяц и двухлетки достигают к концу года 70—

75 мм ($M = 71,0$); к третьему году жизни ящерицы достигают 80—90 мм ($M = 80,6$) — размера, почти предельного в наших условиях.

Литература

1. Андрушко А. М., Ланге Н. О. и Емельянова Е. Н., Экологические наблюдения над рептилиями в районе г. Красноводска (Туркмения). Вопросы экол. и биоценол., вып. 4, 1939.—2. Браунер А. А., Сельскохозяйственная зоология, Харьков, 1923.—3. Даревский И. С., К биологии прыткой ящерицы, Природа, № 9, 1946.—4. Дрягин П., Рептилии и амфибии Вятского края, Тр. Вятского педаг. ин-та им. Ленина, т. I, 1926.—5. Красавцев Б. А., Биологические наблюдения над прыткой ящерицей (Lacerta agilis exigua), Вопросы экол. и биоценол., вып. 3, 1936.—6. Красавцев Б. А., Еще об экологии прыткой ящерицы, Природа, № 9, 1939.—7. Либерман С. С. и Покровская Н. В., Материалы по экологии прыткой ящерицы, Зоологический журнал, т. XXII, 1943.—8. Меландер Б., Пресмыкающиеся Западной области, сб. «Животный мир Западной области», Смоленск, 1935.— 9. Никольский А. М., Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologia rossica). Зап. Имп. Акад. Наук по физ.-мат. отделению, т. XVII, № 1, 1905.—10. Платонов К. (молодший), Короткий визначник амфібій та рептилій України, ДВУ, 1926.—11. Положенцев П. А., Пресмыкающиеся и земноводные, сб. «Животный мир среднего Поволжья», Куйбышев, 1937.—12. Сергеев А. М., Материалы к познанию динамики популяции у рептилий, Вопросы экол. и биоценол., вып. 4, 1939.—13. Терентьев П., К познанию пресмыкающихся и земноводных Чувашской АССР, Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, т. LII, вып. 6, 1935.—14. Терентьев П. и Чернов С., Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР, Л., 1940.—15. Шарлемань Н., Заметка о фауне премыскающихся и земноводных окрестностей Киева, Киевск. орнитол. об-во им. Кесслера, т. II, 1917.—16. Шнитников В. Н., Пресмыкающиеся Семиречья, Тр. Об-ва изучения Казахстана, т. VIII, вып. 3, 1928.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПУТЕМ ЗИМНИХ ТРОПЛЕНИЙ

А. А. НАСИМОВИЧ

Лапландский государственный заповедник

I

Около половины территории СССР в течение 5—6 месяцев, а местами и дольше, бывает одета снежным покровом, подчас достигающим значительной толщины. Снежный покров, как недавно показал А. Формозов [7], оказывает огромное влияние на жизнь млекопитающих и других животных. Во многих случаях от условий залегания снежного покрова, его высоты, плотности и структуры зависит возможность существования различных видов в данной области, их численность, характер адаптаций и т. п. И все же зимний период в жизни очень многих млекопитающих до сих пор остается весьма слабо изученным. Причины этого кроются не только в трудности стационарных наблюдений в природе в холодное время года, но и в недостаточной разработке методики зимних полевых экологических наблюдений.

Мне и другим сотрудникам Лапландского заповедника — О. И. Семенову-Тян-Шанскому, Г. А. Новикову и М. И. Владимирской,— занимавшимся в течение ряда лет изучением экологии наземных позвоночных Кольского полуострова, приходилось широко пользоваться зимними «троплениями». По своей эффективности этот метод исключительно плодотворен, в то же время он пока остается достоянием очень немногих зоологов [1].

Охотник, выслеживающий зверя по снегу с целью его добыть, также занимается «троплением». Зоолог вкладывает в это понятие иное и притом более широкое содержание. Идя по следам, он прежде всего интересуется поведением изучаемого животного, способами добычи им корма, особенностями передвижения данного вида в различно оснеженных биотопах, длиной пути за сутки, временем активности и т. п. Подобные тропления, проводимые в течение длительного времени, позволяют проникнуть в наиболее интимные стороны жизни диких животных.

Вид, обитающий в данной местности, скажем ласка, представлен большой группой особей, из которых многие имеют свои особенности поведения. Между тем мы, занимаясь изучением экологии ласки в естественной обстановке, как правило, имеем дело попеременно с десятками различных особей, в результате чего получаем весьма обобщенное представление об их биологии: некоторый стереотип, свойственный виду, от которого поведение отдельных индивидуумов может значительно отклоняться. Последнее при обычных методах полевой

[1] Тропления млекопитающих в разной форме с успехом применяли Н. Зворыкин, В. Стахровский, А. Кончиц, Л. Капланов, А. Формозов, В. Тихвинский, И. Жарков, В. Теплов, В. Раевский, В. Козлов и некоторые другие, работавшие в различных районах нашей страны. К сожалению, сколько-нибудь подробного описания методики троплений с научными целями пока не опубликовано.

работы в большинстве случаев совершенно ускользает от внимания зоологов.

Тропления животных позволяют день за днем следить за поведением одних и тех же особей, что дает незаменимый материал для выяснения типов экологической специализации в пределах вида. От знания жизни нескольких конкретных особей значительно легче перейти к установлению норм, наиболее характерных для вида в целом. Вместе с тем тропления дают очень ценный материал для суждения о внутривидовых и межвидовых отношениях, о степени экологической пластичности вида в условиях данного ландшафта и факторах, определяющих численность животных.

II

Тропление крупных хищных и копытных возможно проводить уже по первому снегу, едва прикрывшему землю, мелких хищников и грызунов — только после того, как снег закроет бóльшую часть травянистой растительности. Лучше всего следы зверей сохраняются в лесу. На больших пространствах болот, лугов и тем более степей снег переметается с места на место ветрами, к тому же в степи он обычно ложится слишком тонким слоем. Поэтому тропление зверей здесь возможно лишь в тихие дни по свежей пороше. Наконец, в горах выше лесной растительности снежный покров бывает настолько плотным, что там даже тяжелый зверь нередко совсем не оставляет следов.

При троплении необходимо строго придерживаться следов, идя все время вдоль них, без срезания петель. Заходы зверя в стороны должны быть тщательно прослежены. Это требует от лыж, в особенности в условиях горного ландшафта, а также леса, изобилующего кустарниками, большой маневренности. Такому требованию лучше всего отвечают короткие и достаточно широкие лыжи «Телемарк», снабженные жестким креплением. Возможно также пользоваться охотничьими алтайскими лыжами, одетыми камасом.

Для того чтобы получить точные данные о длине суточного пути и размерах индивидуального участка изучаемых животных, идя по следам, следует все время вести счет лыжным шагам, с последующим пересчетом в метры [2]. Практика показывает, что в лесу, в зависимости от состояния снежного покрова, длина лыжного шага колеблется от 0,5 до 1 м, чаще — 70—80 см. Счет шагов ведут в уме, лучше «двойками» или «тройками», как это делают топографы; сотни отмечают в записной книжке. Указывается преобладающий тип насаждений.

Обязательно записывать все следы деятельности животных: для хищников — число заходов под густые кроны елей и колодник, «нырки» в снег на прогалинах (по возможности их глубина, а также длина подснежных перебежек), места и обстоятельства поимки жертв, промахи, частота дефекаций и т. п. При троплении копытных: количество, характер и распределение поедей веток деревьев и кустарников по породам, места «тебеневки», лежки, глубина проваливания в снег в различных биотопах и т. п.

Горностай и ласка то и дело сворачивают под кроны елей, залезают в валежник и ниши среди камней; заяц и лось во время жировки делают частые остановки с целью кормежки, и следы их деятельности регистрируют после каждой сотни пройденных шагов. При троплении куницы и лисицы такие записи можно делать раз на 500 шагов, а для более крупных хищников — росомахи и волка, на следах которых подолгу не встречаешь ничего примечательного,— и

---

[2] Шагомер при ходьбе на лыжах не дает правильных показаний. Определять пройденное расстояние по времени возможно лишь при троплении зверей, идущих относительно прямолинейно, без частых поворотов и остановок (волк, росомаха и т. п.).

того реже: через 1—1,5 тысячи шагов. Желательно записи по троплению одного вида всегда делать через равные отрезки пути, но иногда приходится записывать сразу же после наблюдения. Так поступают в случае обнаружения многочисленных и разнообразных поедей.

Приводим в качестве образца отрывок из подобных походных записей.

20. IV. 1940. Река Кислая, двухдневная пороша, по следу лесной куницы «в пяту». Зверь прошел утром 20.IV. Начал тропить в 12-00.

500 шагов. Долинный ельник. Число заходов под колодник — 3, под кроны елей — 10, на сухую сосну — 1; поймала полевку на снегу, скрадывала белых куропаток, но спугнула их; дефекаций — 1.

500 шагов. Ельник-черничник по склону. Число заходов под колодник — 2, в груды камней — 1; пробежала 100 шагов по свежим следам белки, осмотрела под наклоненной березой остатки ранее добытого рябчика, поймала на прогалине в снегу полевку (глубина «нырка» — 50 см) и т. д.

Практически походные записи ведутся еще более лаконично, так как делают их не снимая рукавиц (карандаш удобно иметь снаружи на бечевке), а уже в лагере, переписывая в основной дневник, дополняют различными подробностями о повадках зверя, состоянии снежного покрова, кормности угодий, следах других животных и т. п. Тогда же подводят цифровой итог результатам тропления. Во время троплений хищников собирают экскременты. Их следует заворачивать в отдельные пакетики, заранее нумерованные. В записной книжке, при регистрации следов деятельности животных, отмечают номера собранных экскрементов. Остатки содержащейся в экскрементах пищи на следующий день следует разобрать и по возможности определить.

При троплении не следует затаптывать лыжами следы зверя, нужно итти несколько в стороне от них. Хищники нередко делают петли, бегают по следам друг друга, и в подобных случаях, чтобы разобраться,— где же след той особи, которую мы тропим, приходится возвращаться назад, более тщательно проверяя места схождения нескольких следов.



Схема пути лесной куницы в ночь с 1 на 2. III. 1939 (Общая длина пути 16 км, Лапландский заповедник)
1 — путь куницы, 2 — лежка куницы, 3 — поимка полевки, 4 — поимка глухарки, 5 — остатки ранее добытых глухарей, 6 — остатки ранее добытой белой куропатки, 7 — каменные осыпи, 8 — бор, 9 — гарь, 1936 г.

Необходимо отмечать продолжительность тропления. В лагере полезно составить хотя бы грубую кроку с основными результатами тропления (см. рисунок). Очень хорошо, если местность известна еще

с лета. Это позволяет лучше судить о характере почвы, ее каменистости, растительном покрове, обилии подснежных ниш и т. п., а также облегчает ориентировку: при троплении легко потерять представление, насколько далеко удалился от лагеря.

При троплении свежего следа в одиночку, нужно итти «в пяту», а потом уже «вдогонку». Тропления зверей, делающих большие переходы, лучше проводить вдвоем в разные стороны, тогда чаще удается проследить весь суточный путь или ход от лежки до лежки. Заметим, что хищники охотятся обычно один-два раза в сутки, копытные же многократно чередуют время пастьбы и отдыха.

Нужно в совершенстве знать следы зверей, чтобы уметь разбираться в их направлении, свежести, принадлежности различным особям и т. п. Имеющиеся по этому вопросу руководства (Формозов [6] Зворыкин [2]) не полны, и только длительная практика может дать необходимый опыт.

По следам росомахи и волка по хорошему снегу за день можно пройти десятки километров. При троплении куньих и лося часто приходится делать остановки для записи, поэтому за 6—10 часов удается сделать от 5 до 8 км, но не больше. Куница же за сутки делает иногда более 20 км, и тогда, чтобы полностью проследить ее путь, необходимо тропить вдвоем в течение двух дней.

III

Обычные данные о состоянии снежного покрова, какими располагают метеостанции, мало устраивают зоолога и ему приходится самому собирать требуемый материал, применительно к задачам его экологических исследований. В Лапландском заповеднике с успехом был испробован следующий метод.

По прямой линии в наиболее типичном участке биотопа через интервалы в три лыжных шага брали большую серию — от 100 до 300 — измерений толщины снежного покрова. Измерения производили с помощью переносной рейки[3]. В лесу, как и в других биотопах, их делали не только на прогалинах, но и под кронами хвойных деревьев, среди кустарников и валежника, где суметы чередовались с относительно малоснежными участками. Благодаря тому что измерения производились через одни и те же интервалы, удавалось получить весьма точное представление о характере распределения снега в данном биотопе, для чего достаточно было построить профиль. Распределяя промеры снежной глубины по определенным ступеням (I — снега нет; II — от 1 до 20 см; III — от 21 до 40 см и т. д.) и вычисляя в процентах, как много промеров укладывается в пределах данной ступени, можно судить о частоте встречаемости участков с различной глубиной снега.

При сопоставлении данных о снежном покрове с распространением животных во второй половине зимы становится понятным, почему дикие северные олени держатся в это время года почти исключительно в горной тундре (обилие малоснежных ягельных пастбищ), березняки же у верхней границы леса регулярно посещаются только белыми куропатками, в чью пищу входят преимущественно надснежные корма. В ельниках, несмотря на довольно большую, среднюю высоту снега (81,7 см), много сравнительно малоснежных участков и здесь постоянно мышкует горностай, на севере явно тяготеющий к этим лесам. Заметим, что в первой половине зимы в ельнике-черничнике участки с глубиной снега до 20 см составляют не менее 25%. Поэтому

[3] В рыхлом лесном снегу в качестве снежной рейки можно использовать лыжную палку, на которой от вершины книзу нанесена сантиметровая шкала, с особой отметкой интервалов в 5 и 10 см, а также 0,5 и 1 м.

в декабре под кронами елей бывают доступны ягоды вороники, брусники и черники, привлекающие многих зверей.

Наряду с периодическим определением плотности снежного покрова, для чего мы пользовались весовым плотномером, полезно более подробное описание структуры снега. Для этого послойно определяют плотность снега, одновременно характеризуя структуру [4].

Во второй половине зимы ясно обнаруживается фирнизация приземных слоев снега. Зернистый снег отличается чрезвычайной сыпучестью, и хищники в нем испытывают затруднение с мышкованием, а полевки — с пользованием старыми и прокладкой новых подснежных туннелей, что сильно осложняет кормежку грызунов. От наличия корок наста, а их в течение зимы иногда образуется несколько, во многом зависит успех мышкования мелких хищников и тебеневки копытных, а также легкость преследования крупной дичи волками и росомахами.

IV

О возможности широкого использования троплений при экологических исследованиях лучше всего судить по конкретным примерам, к которым мы и переходим. С этой целью остановимся вкратце на некоторых результатах, достигнутых в Лапландском заповеднике при изучении аутэкологии животных путем троплений.

Горностай. В отношении питания горностай — узко специализированный миофаг. Численность его подвержена резким колебаниям, обусловленным колебаниями в численности мышевидных.

Тропления горностаев показали, что индивидуальные участки этих зверьков в Лапландском заповеднике значительно больше, чем под более южными широтами. На севере, в зависимости от кормности угодий, их площадь зимой бывает от 90—100 до 300 га, в особенно голодные годы достигая нескольких квадратных километров. Длина пути горностая за одну охоту варьирует от 0,5 до 8 км, из которых от $1/3$ до $2/3$ пути приходится на короткие петли.

Горностай охотится преимущественно в ельниках, изобилующих валежником и подснежными нишами. Участки бора, в особенности во второй половине зимы, обычно проходит не мышкуя и не сворачивая в стороны. Так, 23. IV. 1939 мы прошли по свежим следам горностая, от лежки до лежки, 3,6 км. Хищник пробежал борами в общей сложности около 2,5 км и лишь в двух местах сделал остановки, чтобы осмотреть погадку совы и труп лемминга. Зато в ельниках на протяжении только 1,1 км, он много петлял, 11 раз сворачивал к елям, рыская под их низко опущенными кронами, трижды скрывался в корнях деревьев и четыре раза в колоднике. В ельнике он добыл четырех норвежских леммингов, осмотрел трупы двух погибших раньше, спугнул белых куропаток.

Обычно горностай приурачивает свои заходы под снег к различного рода укрытиям, а «нырки» в снег на прогалинах встречаются лишь в течение первой половины зимы, когда толщина снежного покрова не превышает 50—60 см.

Чем меньше полевок, тем шире бродит горностай, тем чаще скрывается в подснежных нишах елового леса. Насколько напряженной бывает его охота в голодный год [5], можно судить по следующему примеру.

27. IV. 1940. Долина Второго ручья. Ельник-зеленомошник с участками разнотравного. Средняя высота снежного покрова 117 см. Температура —2° С. Утренний след горностая по ночной пороше от лежки до лежки протяжением 4,4 км, из них непосредственно по ручью 0,6 км, остальные в стороне от его берегов. В общей сложности хищником пройдено под снегом не менее 250 метров.

Горностай 415 раз сворачивал в стороны и заходил под кроны елей; в 26 случаях залезал под снег в корни елей, в 15 случаях через воронки выдувания у ство-

---

[4] О классификации снега см. книгу Рихтера [3].

[5] Осенью 1939 г. добычливость лова полевок мышеловками на стационаре в пересчете на 100 ловушко-суток составила всего 1,2 экз., против 51,4 экз. в 1938 г.

лов берез и в 11 случаях близ камней; 81 раз скрывался в заметенном снегом валежнике. «Нырков» в снег на прогалинах не было. За охоту добыл, видимо, только одну рыжую полевку (Clethrionomys sp.).

В подобные годы расход сил на охоту не оправдывается ее результатами. В течение зимы часть горностаев погибает от голода [6] и более сильных хищников, многие откочевывают за 10—20 км к местам рыбного промысла и человеческому жилью, где их в большинстве вылавливают. Число хищников настолько резко сокращается, что в следующую зиму иногда по несколько дней подряд совсем не встречаешь следов горностаев.

Лесная куница. В лесах Кольского полуострова наибольшую роль в питании куницы играют тетеревиные и полевки, но хищник успешно использует и другие виды корма, например ягоды, насекомых, зайцев и т. д. Куница разыскивает свою добычу активной охотой.

На севере у границы ареала длина пути куницы за одну охоту колеблется от 7 до 17 и даже до 25 км, равняясь в среднем 11,5 км. В Лапландском заповеднике по следам куниц, в общей сложности, пройдено 175 км. Из них лишь 70 м проделано куницей «вéрхом», путем перепрыгивания с дерева на дерево. У разных куниц, в пересчете на 10 км их пути, отмечается от 3 до 10 заходов на деревья, после чего куница спускается вниз. Таким образом в разреженных лесах Кольского полуострова она ведет вполне наземный образ жизни.

Тропления куниц показали, что они, как и другие мелкие хищники, во время охоты с большим постоянством посещают места поимки своих жертв. Поэтому охотничьи маршруты хищников иногда в течение длительного времени проходят по одним и тем же участкам местности и здесь образуются своего рода «путики» [7].

Упорное посещение куницей мест поимки и встреч ею крупных птиц — полезная видовая привычка. Тетеревиные с большим постоянством подолгу держатся одних и тех же участков местности и нередко на совсем маленькой прогалине встречаешь десятки глухариных лунок различной свежести. Даже после того, как одна-две птицы бывают добыты, остающиеся продолжают посещать старое место, и куница постепенно, иногда на протяжении месяцев, вылавливает их всех.

Об охотничьих повадках куницы можно судить по следующему примеру. На охотничьем маршруте куницы длиной 16 км, пройденном ею в ночь с 1 на 2.III.1939 (см. рисунок), она 45 раз залезала под колодник, 50 раз скрывалась среди каменных россыпей, 14 раз забиралась на деревья, столько же раз рылась в снегу. Кроме того, в 14 местах на прогалинах найдены ее «нырки» в снег. Хищник добыл семь полевок и глухарку.

В противоположность горностаю, при «неурожае» мышевидных забегающему под колодник, в корни деревьев и тому подобные места в шесть-семь раз чаще, чем в кормный год, куница в этом случае, наоборот, в три раза сокращает число подснежных заходов, переключаясь на другие виды добычи.

Куница несравненно маневреннее в выборе кормов многих других хищников, и численность ее популяции в лесах Лапландского заповедника не показывает периодических колебаний, свойственных миофагам.

Лисица. Благодаря относительно небольшой площади лап лисица в рыхлом снегу глубоко проваливается и, чтобы облегчить передвижение, часто прибегает к различного рода уловкам [8].

20. I. 1939 мы прошли по утреннему следу лисицы в ельниках 8 км [9]. На лесных прогалинах в рыхлом снегу (плотность верхних

---

[6] В заповеднике в голодные для хищников годы находили трупы погибших горностаев. Косвенно о голодании горностаев можно судить по тому, что в неблагоприятные для них зимы экскременты горностаев почти не содержат остатков мышевидных и число дефекаций сокращается в три раза.

[7] Сдвоенные и строенные следы куниц легко подсчитать за принадлежащие нескольким особям и отнести их к категории явлений, известных как «лжегон».

[8] Об отношении лисицы к снежному покрову интересные сведения приводятся в книге Формозова [7].

слоев не превышала 0,18) лисица глубоко проваливалась и поэтому тщательно их избегала. Она шла от елки к елке, под кронами которых снег был еще совсем мелким. Кроме того, в общей сложности, более 60% ее пути проходило по различного рода возвышенностям и крутым склонам горы, где снег был заметно уплотнен ветром.

9. IV. 1940 мы проследили путь лисицы на протяжении 4,2 км. В сосновом лесу лежал рыхлый снег (широкие лыжи тонули на 20 см), и лисица использовала все возможности, чтобы облегчить свое передвижение. Болотами и солнопечными склонами бугров, где снег хорошо держал, она прошла около 1 км, по лыжницам 250 м и по лосиной тропе 350 м. По следам было видно, как неохотно лисица расставалась с участками более плотного снега.

В первой половине зимы, когда в лесу плотность снега обычно не превышала 0,20, около 30% прослеженного нами пути лисиц проходило по лыжницам и следам других зверей. С уплотнением снега до 0,23—0,26 эта величина снизилась до 9%. Ряд других интересных моментов в зимней биологии лисицы также был выявлен путем троплений. В частности, удалось проследить поведение лисиц в годы депрессии полевок, переключение на суррогатные корма, нахлебничество у куниц, перекочевки, характер элиминации в зимний период и т. д.

Л о с ь. По образному выражению В. Теплова, лось на своих ногах ходит, как на ходулях, проваливаясь в снег почти до самой земли. Так, 26. II. 1939 мы нашли, что средняя глубина снега в бору была 45 см, лось же проваливался в среднем на 44 см. С возрастанием глубины снега до 60—70 см лоси при ходьбе начинают испытывать затруднение, при более глубоком снеге выбирая менее снежные участки. 11. IV. 1938 в березняках средняя глубина снега по следам группы лосей равнялась 78 см, а когда звери, испуганные приближением людей, побежали напрямик, без «выбора дороги», то глубина снега по их следу оказалась 90 см [10]. Наиболее снежные районы заповедника на зиму совсем оставляются лосями.

При изучении суточной жизни лося О. Семенов-Тян-Шанский [5] пользовался следующей интересной методикой. Найдя следы одиночного лося или небольшой группы, он шел по ним «в пяту» до тех пор, пока не находил старых лежек, засыпанных снегом, а затем поворачивал «в след» и тропил, пока не спугивал лосей. Зная давность последнего снегопада, было нетрудно определить отрезок времени, за который им была прослежена жизнь зверей. Таким образом он смог установить, в общей сложности, жизнь различных лосей за 12 суток.

Осенью по мелкому снегу лоси проходили в сутки 5—6 км, в марте, при толщине снежного покрова в 65—70 см,— от 700 до 900 м, живя подолгу на участке площадью не более 10 га.

Чем глубже снег, тем более сокращается длина суточного хода лося, тем чаще короткие переходы чередуются с лежками. В течение суток лось ложится от 4 до 10 раз. По расчетам О. Семенова-Тян-Шанского, в начале февраля, при средней глубине снега в бору 50 см, на 1 км лосиных следов приходилось в среднем по 2,6 лежки, с оглублением же снега до 60 см количество лежек на 1 км возросло до 4,4, а при снеге в 70 см — до 8,3.

Параллельно с увеличением глубины снега, от осени ко второй половине зимы, изменяется и состав кормов лося: место низкорослых ив занимают береза и сосна. Интенсивность объедания веток на отдельных кустах и деревьях, по сравнению с осенью, возрастает в два раза.

---

[9] Длина охотничьего пути лисицы в лесах Кольского полуострова колеблется от 2 до 8 км, чаще равняясь 4 км; в горной тундре с плотным снегом хищник ходит много шире.

[10] Настоящие сведения, как и все приводимые ниже, любезно предоставлены нам О. Семеновым-Тян-Шанским, занимавшимся изучением экологии копытных Кольского полуострова.

В марте 1940 г. О. Семенов-Тян-Шанский проследил жизнь лося-самца за шесть суток. За это время лось прошел 4033 м, ложился 35 раз. Он объедал ветки у 158 берез и хвою на 207 соснах. Имел 71 дефекацию. Человек, сделав 67 остановок для различных записей, прошел шестидневный путь лося за 8 ч. 5 мин.

Определив среднее число «орешков» в куче помета лося, О. Семенов-Тян-Шанский нашел, что все массы помета за сутки у лося был равен 3,5 кг (в воздушно-сухом состоянии). Принимая, что лось усваивает не более 60% съеденного корма (от его веса в воздушно-сухом состоянии) и зная средний вес в воздушно-сухом состоянии побегов сосны (один побег — 3,4—4,9 г) и березы (погонный метр веток — 8,5 г), он нашел, что лось в среднем общипывал с одной сосны от 10 до 40 побегов, а с одной березы — от 6 до 30 пог. м тонких веток.

Для сравнения можно указать, что белая куропатка, по расчетам Новикова, съедает за день до 20 пог. м веток берез толщиной в 2—3 мм.

Тропления О. Семенова-Тян-Шанского дали очень интересный материал по выяснению воздействия лосей на древесную и кустарниковую растительность. Так, он установил, что от 5 до 10% кустов рябины и около 43% ее стволов, объеденных лосем, впоследствии засыхают.

Менее эффективно тропление животных, образующих большие стада, например диких северных оленей; однако и оно, с некоторым ограничением, все же возможно. Автор неоднократно пользовался троплениями при изучении экологии росомахи и норвежского лемминга. М. И. Владимирская успешно тропила выдр, зайца-беляка и белку (последняя в редких лесах севера проходит низом от 70 до 97% суточного пути), а Г. А. Новиков — рыжих полевок и белых куропаток. Весною в лесной и тундровой зонах успешно тропили бурых медведей.

В других районах страны тропления успешно применялись при изучении экологии амурского тигра (Л. Капланов), соболя (В. Раевский в Кондо-Сосвинском заповеднике), волка (Н. Зворыкин в Калининской обл., В. Козлов в Окском заповеднике), кабарги (Ф. Шапошников на Алтае), косули (Ю. Аверин в Ильменском заповеднике) и т. д. Все это свидетельствует о применимости метода троплений при изучении экологии самых разнообразных животных.

Выводы

1. Метод зимних троплений, основанный на тщательной регистрации всех следов деятельности животных с одновременным установлением длины суточного пути зверей, применим при изучении экологии многих млекопитающих, в особенности хищных и нестадных копытных.

2. Пользуясь этим методом, возможно в естественной обстановке день за днем следить за поведением одних и тех же особей животных, что дает ценный материал для выяснения типов экологической специализации в пределах вида.

3. Тропления дают возможность судить: а) о характере внутривидовых и межвидовых отношений у млекопитающих, а также у некоторых птиц; б) о степени экологической пластичности различных видов млекопитающих в условиях данного ландшафта и факторах, определяющих их численность; в) о воздействии травоядных млекопитающих на растительность; г) о многих других сторонах зимней экологии млекопитающих.

Литература

1. Жарков И. В., Новые методы учета горностая, Научно-метод. зап., вып. VIII, 1941.— 2. Зворыкин Н. А., Как определить свежесть следа, 1930.— 3. Раевский В. В., Жизнь Кондо-сосвинского соболя, 1948.— 4. Рихтер Г. Д., Снежный покров, его формирование и свойства, 1945.— 5. Семенов-Тян-Шанский О. И., Лось на Кольском полуострове, Тр. Лапландск. заповедника, т. II, 1948.— 6. Формозов А. Н., Спутник следопыта, 1936.— 7. Формозов А. Н., Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР, 1946.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 4

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ЗАМЕТКА ОБ ОСЕННЕМ ПРОЛЕТЕ ЛАСТОЧЕК

Б. А. ПОДКОВЫРКИН

Материалом для настоящей заметки служат мои наблюдения в окрестностях гор. Старо-Константинова Каменец-Подольской обл. в течение осенних месяцев 1946—1947 гг.

Наблюдения касаются береговой ласточки (Riparia riparia L.), городской ласточки (Delichon urbica L.) и деревенской ласточки (Hirundo rustica L.). Работа велась по трем разделам: изучались сроки отлета местовых и пролета более северных, влияние погоды и суточный режим жизни ласточек во время пролета.

Отлет к югу местовых ласточек начинается обычно между 18 и 25. VIII. К этому времени молодые становятся самостоятельными и все ласточки, массами до 1000 экземпляров, перед отлетом скопляются на заросших тростником и травой водоемах. В населенных пунктах к этому времени остаются лишь единичные экземпляры.

Сразу после отлета местовых ласточек появляются северные. Основной пролет их оканчивается 10—12. IX. Иногда на месяц позже (например, 4—5. X. 1947) появляются запоздавшие группы в количестве нескольких сот экземпляров, которые, при хорошей погоде, задерживаются на кормежку в данной местности $^3/_4$ суток, после чего летят дальше.

В более южных районах Украины лет городских и отчасти деревенских ласточек иногда происходит и позднее (например, в гор. Никополь 12—13. X. 1939; Иваненко и Егоров).

Отлет ласточек к югу происходит не беспрерывным потоком, а волнами, и притом не во все светлое время суток. Нормально на место отлетевшей группы через некоторое время прилетает новая, которая, как и предыдущая, задерживается в данной местности на $^3/_4$ суток. В холодные, пасмурные и дождливые дни ласточки задерживаются на несколько суток до наступления теплой погоды. Ярким примером того, что отлет происходит именно волнами, является появление северной группы ласточек 4—5. X. 1947, после сравнительно долгого перерыва (с 12. IX).

Собственно отлет происходит только в течение второй половины дня, примерно с 13—14 часов, и прекращается за 1,5 — 2 часа до наступления темноты. Первая половина дня используется для добывания корма, ночь — для отдыха.

Ласточки держатся на местах своих ночевок до восхода солнца, после чего они начинают летать над водоемами в поисках корма. При этом, если погода ветреная или холодная, ласточки летают медленно и низко над водой, снимая насекомых прямо с травы и мелкого кустарника, растущего на болоте. В ясную погоду ласточки летают более быстро.

К 11—12 часам дня вся стая начинает проявлять беспокойство. Внезапно, точно по сигналу, все ласточки одновременно поднимаются вверх

и стремительно летят в одном каком-либо направлении, но затем снова возвращаются и продолжают попрежнему ловить насекомых. Это повторяется все чаще и чаще, пока, наконец, к 13—14 часам поднявшиеся вверх ласточки уже не возвращаются к месту кормежки, а широким растянутым фронтом стремительно улетают к югу. Стая состоит из нескольких тысяч особей, но в силу того, что ласточки не летят подобно другим общественным птицам каким-либо строем или плотной кучей, эта стая в глаза не бросается.

Местность сразу пустеет; там, где раньше были тысячи ласточек, изредка попадаются одиночные экземпляры, отставшие от основной стаи.

Через несколько часов, вечером, за 1,5—2 часа перед наступлением темноты, а иногда даже в сумерках, на это место прилетает новая стая. Птицы летят на высоте 50—100 м, некоторое время продолжают полет на этой высоте, как бы занимаясь ловлей насекомых, затем, с шумом рассекая воздух, вся стая стремительно летит вниз и скрывается в тростниках.

В тростниках озер и других водоемов ласточки скопляются на ночевку в огромном количестве.

С наступлением темноты здесь же появляются совы, видимо привлекаемые легкой добычей.

Утром все происходит в описанном уже выше порядке.

Расстояние, пролетаемое ласточками от одного пункта до другого, установить не удалось.

Метеорологические условия, в частности ухудшение погоды, сильно влияют на перелет ласточек и, как указывалось выше, задерживают отлет стай на несколько суток.

По нашим наблюдениям, 29. VIII. 1947 давление упало на 2 мм и резко понизилась температура воздуха (утром до +8,4°, днем до +15,1°). В остальные дни, до 3.IX, продолжала стоять холодная погода с дождем и ветром, с дальнейшим падением давления (30 и 31. VIII) на 1—3 мм.

В этот период отлет ласточек не наблюдался. Ласточки массами скапливались на кустарниках, железобетонных колодцах и других отдельно стоящих на болотах и водоемах предметах. Сидели они, сильно нахохлившись, по 15—20 минут, после чего начинали медленный и низкий полет над водой в поисках корма, снимая насекомых с травы, кустарников и пр. В это время они были очень доверчивы и подпускали к себе человека на 0,5—1 м.

Задержка в отлете ласточек, видимо, происходит не только потому, что «туман и низкая облачность явно затрудняют ориентировку птиц в полете», а в основном потому, что ласточки в плохую и холодную погоду сильно страдают от недостатка пищи из-за недеятельного состояния насекомых. Вследствие этого ласточки слабеют и не имеют достаточно сил для дальнейшего полета. Пойманная мною руками 31. VIII. 1947 на железобетонном колодце деревенская ласточка была крайне истощена. В связи с низкой температурой и отсутствием насекомых ласточки не только становятся менее деятельными и задерживают отлет к югу, но, ввиду очень сильного истощения, иногда массами гибнут.

С наступлением теплой погоды регулярный отлет ласточек к югу возобновляется.

РЕЦЕНЗИИ

С. И. ОГНЕВ. **ЗВЕРИ СССР И ПРИЛЕЖАЩИХ СТРАН.** Т. V. Грызуны. Изд-во Академии Наук СССР, М.—Л., 1947, 809 стр.

Рецензируемый том представляет продолжение фундаментальной многотомной монографии по млекопитающим нашей страны, над которой автор с исключительной энергией и целеустремленностью работает свыше 25 лет.

В нашей печати неоднократно отмечалось огромное значение этого выдающегося произведения для дальнейшего прогрессивного развития советской науки в области териологии. Достаточно напомнить, что со времени известной «Zoographia Rosso-Asiatica» П. С. Палласа (1811—1831) — это первая оригинальная монография по отечественным млекопитающим, разработанная на основе тщательного исследования основных коллекционных фондов Советского Союза и включающая полную сводку обширной литературы по систематике, морфологии, географическому распространению, образу жизни и хозяйственному значению млекопитающих. Эта грандиозная монография является ценнейшим вкладом в научную зоологическую литературу.

Мы уже имели случай отметить, что сочинение С. И. Огнева «вместе с теоретическим имеет важнейшее практическое значение. Специалистам оно дает первоначальную ориентировку и облегчает труд дальнейших исследований в области териологии. Для более широких кругов читателей оно служит основным и незаменимым руководством по териологии. Это — настольная книга преподавателей вузов, научных и практических работников учреждений, ведающих промыслово-пушным делом, органов Министерства земледелия, Здравоохранения, Просвещения, Высшего образования и др. В качестве руководства она дает возможность деятелям перечисленных ведомств как в центре, так и на местах разбираться в сложных вопросах фауны млекопитающих Советского Союза, не привлекая разбросанную и трудно доступную литературу». Выход первых же томов монографии «стимулировал форсированное развертывание исследований по териологии не только силами специалистов, но и многочисленных кадров натуралистов других специальностей, краеведов, любителей природы и т. п. Книги С. И. Огнева сделали для них доступным изучение млекопитающих, поставили цель, дали ориентировку и открыли перспективы творческой научной работы» (Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии, т. LI, вып. 4-5, 1946, стр. 9—10).

В рецензируемом V томе монографии содержится продолжение описания отряда грызунов (Glires). Содержание охватывает: сусликов, сурков, бобров, сонь, слепышей и цокоров. Выход в свет этого тома давно ожидался зоологами, так как большинство видов, включенных сюда, является либо вредителями сельского и лесного хозяйства или переносчиками паразитарных и инфекционных болезней, либо ценными объектами пушного промысла.

Материал излагается по следующему плану. Для каждой группы приводится синонимика, затем дается систематическая характеристика, указывается географическое распространение, иногда систематический состав и определительная таблица.

Для видов приводятся: источник первоописания, синонимика, названия на разных языках и местные названия, список главнейших опубликованных в литературе рисунков, указывается количество просмотренного материала, дается диагноз и описание вида, заметки по систематике, детальный очерк географического распространения, подробные сведения по экологии, биологии и хозяйственному значению; далее идет обзор подвидов и других внутривидовых систематических единиц по тому же плану, с указанием места, откуда описан тип (terra typica), и места хранения типового экземпляра.

Как и в предыдущих томах, текст богато иллюстрирован почти сплошь оригинальными, специально для этого издания изготовленными превосходными рисунками и цветными таблицами В. А. Ватагина, проф. А. Н. Формозова, Н. Н. Кондакова, К. К. Флерова и многочисленными фотографиями и рисунками, выполненными самим автором, а также различными схемами и чертежами. Всего в книге помещено 340 рисунков, 13 цветных и черных таблиц и 13 карт ареалов географического распространения видов. Особенно ценно опубликование оригинальных фотографий нор, погрызов, характерных стаций обитания и самих зверей в природе.

Идя навстречу пожеланиям читателей, автор в этом томе (как и в т. IV) исходит из описания основной единицы системы — вида, включая в таковое диагнозы и характеристики подвидов. Но это сделано с большим тактом и не затемняет принятую автором систему низших таксономических единиц. Конкретные формы внутривидовых

систематических соотношений представляют значительный интерес с точки зрения проблемы видообразования. В нашей литературе «Звери СССР» — единственный труд, в котором внутривидовая систематика млекопитающих находит полное освещение. Имеющиеся по этому вопросу работы других авторов охватывают лишь отдельные узкие группы или отдельные виды.

В высшей степени положительным качеством рецензируемого труда следует признать привлечение автором для систематических выводов большого числа признаков не только внешней, но и внутренней морфологии. Автор широко использует особенности структуры полового аппарата, слуховых косточек, поясов конечностей и других остеологических элементов, а также строения лап, уха и т. п. Значение этих признаков для построения естественной системы исключительно велико.

Из частных вопросов обращают на себя внимание следующие:

Дискутабельным и, в сущности, открытым остается вопрос о систематическом положении цокоров (род Myospalax Laxm.). Разные авторы относили их к разным семействам — то к слепышам (Spalacidae), то к мышевидным (Muridae). В одной из последних работ Б. С. Виноградов и А. И. Аргиропуло (1941) род Myospalax сближают с полевками (Microtinae) и причисляют к особому проблематичному семейству хомякообразных (Cricetidae). Мне представляется совершенно оправданной осторожность автора рецензируемого труда в трактовке таксономии Myospalax. Вслед за Тульбергом (1899) С. И. Огнев объединяет в одно семейство Spalacidae настоящих слепышей (Spalacinae), бамбуковых крыс (Rhyzomyinae) и цокоров (Myospalacinae). Конечно, и эта классификация не безупречна, но, как справедливо указывает С. И. Огнев, до накопления большего материала и изучения всех особенностей организации не могут быть вскрыты действительные генетические связи между перечисленными грызунами.

В книге дается наиболее полная научная характеристика замечательного грызуна — боялычной, или пустынной, сони (Selevinia betpakdalensis Belosl. et Bashanov), впервые найденной в 1938 г. в Голодной степи В. А. Селевиным и описанной В. С. Бажановым и Б. А. Белослюдовым в качестве представителя нового рода и нового семейства. Открытие этого грызуна в свое время вызвало сенсацию среди зоологов. С. И. Огнев, исследовав признаки Selevinia betpakdalensis, обоснованно показал, что грызун этот — сильно уклоняющаяся соня и в систематическом отношении наиболее близко стоит к мышевидным соням (род Myomimus), но составляет особое подсемейство — Seleviniinae.

К сожалению, автор иногда допускает ограничения в применении правил систематической номенклатуры, не всегда следует принципу приоритета. Так, байбак, или степной сурок, назван Marmota bobac Müller (1776), а в синонимах приведено название Marmota polonica Brisson (1762). Поскольку наименование Marmota polonica было присвоено байбаку на 14 лет раньше с соблюдением правил бинарной номенклатуры и сопровождалось подробным и точным описанием, то, несомненно, оно должно быть восстановлено. Неуклонное и до конца последовательное проведение закона приоритета представляется единственной гарантией против произвола и путаницы в применении систематической номенклатуры. Замена более или менее общеизвестных до сих пор и банальных названий старейшими совершенно необходима и рано или поздно будет закончена. Ограничение закона приоритета принципом nomina conservanda нелогично и практически не может быть осуществлено. Ведь и сам С. И. Огнев в некоторых случаях восстанавливает права приоритета. Так, для забайкальского цокора (Myospalax dybowskii Tschersky, 1873) в рецензируемом труде восстановлено старое палласовское название Myospalax aspalax Pall. (1778).

В такой монографии, как рассматриваемая, несомненно должно быть со всей пунктуальностью осуществлено безусловное применение закона приоритета.

В обзоре подсемейства слепышей (Spalacinae) не соблюдена транскрипция наименований видов и подвидов: почему-то опущены названия подродов.

Имеются и другие корректурные недосмотры и опечатки. Так, на стр. 109 искажена подпись под рисунком: вместо «Развитие типов нор малого суслика» напечатано: «Развитие типов нормального суслика». На стр. 485 terra typica для Eliomys quercinus superans Ogn. et Stroganov указан Псковский район; должно быть: Пеновский район. На стр. 235 нет надписи к условным обозначениям на карте современного и прошлого распространения байбака. Репродукция цветных таблиц оставляет желать лучшего. За исключением этих и некоторых других, более мелких и несущественных дефектов, к сожалению, встречающихся во всяком большом труде, издана книга очень хорошо, на хорошей бумаге и в превосходном переплете.

Помимо прочих, неоднократно отмечаемых в нашей печати достоинств, рассматриваемое сочинение удачно сочетает качества строго научного исследования с доступным для широкого круга читателей характером изложения материала. Оно написано прекрасным литературным языком и с одинаковым интересом читается как специалистом-систематиком, так и другими натуралистами.

Ранее вышедшие тома «Зверей СССР» быстро исчезли с книжного рынка и стали библиографической редкостью. Давно назрела потребность в переиздании первых трех томов.

Заканчивая рецензию на книгу С. И. Огнева, хотелось бы выразить пожелание, чтобы выпуск следующих томов был ускорен.

С. У. Строганов

ПРОФ. Л. Я. БЛЯХЕР. КУРС ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ С ЗООЛОГИЕЙ И ПАРАЗИТОЛОГИЕЙ. Наркомздрав СССР. Медгиз, 1944. Издание четвертое, переработанное. Допущено Всесоюзным комитетом по делам высшей школы при СНК СССР в качестве учебника для медицинских институтов, 484 стр.

Рассматриваемое четвертое издание книги проф. Бляхера значительно переработано. Автор по-новому и удачнее расположил материал, что придало бóльшую стройность и последовательность изложению курса, нежели это имело место в предыдущих изданиях. Можно только возразить против помещения главы о возникновении жизни в первую часть. Целесообразнее было бы рассматривать этот вопрос в конце книги, после того как у читателя достаточно окрепнет эволюционное представление.

Материал учебника в большинстве случаев достаточно свеж и актуален. Содержание книги соответствует программе и тем требованиям, которые предъявляет к общей биологии медицинское образование. Исключение составляет лишь третья часть, посвященная зоологии с паразитологией (подробнее об этом дальше). Язык учебника достаточно прост и понятен. Материал иллюстрируется многочисленными рисунками. К числу достоинств учебника следует отнести и достаточное количество сведений по истории биологии, которое дается по всем важнейшим вопросам программы.

На недостатках учебника я считаю своим долгом остановиться более подробно. В первых двух частях недостатки эти сводятся к целому ряду неточностей, которые затрудняют понимание вопроса или искажают действительный его смысл.

Так, в разделе «Клеточная теория и ее значение» (стр. 30) нечетко даны основные положения клеточной теории, отсутствует дата формулирования последней. При описании митоза не указаны характерные для каждой фазы фигуры, образуемые хромосомами, не подчеркнут трудный для понимания студентов вопрос о механизме сохранения числа хромосом. В описании опытов Гурвича по митогенетическому излучению перепутаны детектор и индуктор (стр. 40). Излишне загружен отдел, посвященный внутреннему строению клетки, подробным описанием организации инфузорий, занимающим более страницы. Излишне также изложение в элементарном учебнике биологии гипотетических положений «физиологической теории протоплазмы» Гурвича, занимающее целых три страницы. С другой стороны, в отделе, посвященном физическим свойствам протоплазмы, не дается понятия о тургоре, о состоянии геля и золя. Указывая на особенности органических коллоидов, автор говорит, что их частицы окружены молекулами воды (стр. 43). Суть же дела не в том, что они окружены, а в том, что молекулы воды удерживаются коллоидной частицей и образуют на ее поверхности оболочку. При описании явлений раздражимости у растений приводится для объяснения геотропизма устаревшая теория крахмальных статолитов Немеца и Габерланда, которая уже давно сошла со страниц современных учебников физиологии растений. Новая же теория Вента — Холодного не излагается. Не используется она и для объяснения фототропизма. Кратко сообщается лишь об «опытах» Вента и Холодного. Более подробно излагается теория Блаау, также потерявшая свое значение. Далее, неверно указание о том, что листья обладают положительным фототропизмом, и не точно, что корни — отрицательным. Листьям свойственен диафототропизм, корни же, за очень немногими исключениями, не реагируют на свет.

Большие возражения вызывает утверждение автора о филогенетическом соответствии деления простейших вегетативному размножению многоклеточных (стр. 93, 430). Вряд ли можно свойства простейших переносить на многоклеточные организмы. Вегетативное размножение многоклеточных возникло скорее вне всякой зависимости от размножения простейших. Очень неясно в учебнике дается описание размножения у Ulothrix (стр. 84). Гаметы почему-то называются спорами. Между тем у Ulothrix зооспоры и гаметы отличаются морфологически и образуются в разное время. Далее, неправильно утверждение, что у низших организмов нет разделения полов (стр. 84). Противное доказал еще Горожанкин. Неверно описан процесс образования гамет у Pandorina. Весьма неясно излагается сперматогенез. Из описания не видно, как получается сперматоцит I порядка. На схеме (рис. 49), иллюстрирующей сперматогенез, сперматоциты II порядка изображены дважды (с целыми и расщепленными хромосомами). Но ни в тексте, ни в объяснении к рисунку эта условность не оговорена. Не дается понятия о гомологии хромосом, о двойном наборе гомологичных хромосом в соматических клетках, об образовании тетрад. Весьма неудачно приводится в качестве примера чередования поколений конъюгация инфузорий, что чувствует и сам автор (стр. 95). Далее, автор почему-то избегает понятий первично- и вторичнополовых признаков и, говоря о «признаках пола», неосновательно понимает под ними лишь вторичнополовые отличия. Это вносит большую путаницу в весь раздел развития вторичнополовых признаков и является причиной такого парадоксального утверждения, как «признаки пола развиваются при участии гормона половой железы» (стр. 185). Трансплантации почему-то не отведено места в книге.

Переходя теперь к рассмотрению третьей части учебника, посвященной зоологии с паразитологией, следует сказать, что это наименее удачная часть учебника. Прежде всего приходится сожалеть, что автор отвел для этой части слишком мало места (105 стр.). Если первые две части несколько растянуты, то третья часть написана чрезвычайно сжато, сухо, подчас конспективно. Особенно страдает от этого медицинская паразитология. Большая часть паразитических форм описана схематично и никак не выделена в тексте. Чрезвычайно скудные сведения даются о борьбе с инвазионными заболева-

ниями человека. Второй общий недостаток — это то, что в этой части вовсе не уделяется внимания вопросам филогении. Правда, в последней, четвертой, части филогенетике отведено немного места. Но было бы значительно лучше, если бы филогенетические отношения рассматривались после ознакомления с той или иной группой.

Следует отметить также целый ряд и других, менее значительных недостатков методического характера. Так, колониальные жгутиконосцы почему-то рассматриваются в разделе паразитических форм. Весьма неясно изложен цикл развития малярийного плазмодия. Не указывается, как образуются гаметоциты и что они представляют собою, как образуются гаметы, что такое оокинета и ооциста, ничего не говорится о рецидивах и т. п. Не описывается нервная система, органы чувств, мезоглея сцифоидных кишечнополостных. Общая характеристика типа плоских червей начинается почему-то в конце главы, посвященной кишечнополостным. Приходится очень сожалеть, что в учебнике вовсе не говорится о гельминтоовоскопических исследованиях и не дается рисунков яиц гельминтов. Непонятно, почему в книге при описании кольчатых червей больше внимания уделяется олигохетам — группе сильно уклонившейся, специализированной, а не полихетам, которые ближе стоят к первичным формам. При описании клещей следовало бы, хотя бы и очень кратко, остановиться на особенностях их строения и развития. Очень мало сведений дается о ядовитых животных. В описании птиц упоминается о воздушных мешках, но не говорится о их местоположении и связи с легкими. Рассмотрение животного мира заканчивается сравнительно анатомическим обзором, которому отводится 12 страниц. Места не так уж мало. Но, к сожалению, автор задался целью охватить в этом обзоре весь мир животных — беспозвоночных и позвоночных — и по всем системам органов. Из-за массы материала получилось весьма сжатое и схематичное изложение, дающее мало нового материала. Для описания скелета, например, отводится всего 11 строк, из них на долю позвоночных — полторы строки. При этом у читателя складывается представление, что скелет позвоночных возник из скелета головоногих. Так же мало дает обзор мускулатуры, пищеварительных органов и некоторых других.

Наконец, рассматриваемая часть имеет большое количество неточностей, а иногда и просто ошибок. Процеркоиды широкого лентеца не разносятся в теле рыб кровью, как сказано в учебнике. Три губы характерны далеко не для всех круглых червей (стр. 238). Совсем уж странные вещи находим на стр. 243, где говорится о крысах как промежуточных хозяевах (!) трихины, а в качестве мероприятий против заражения риштой рекомендуется наблюдение за чистотой (?) водохранилищ. Здесь же для защиты от остриц, аскарид и власоглава суммарно рекомендуется лечение (изгнанием) и личная гигиена. Создается впечатление, что эти слова написаны не для будущих врачей и что речь здесь идет лишь о личном здоровье читателя. Далее, к легочным моллюскам в книге относятся только сухопутные, тогда как легкие имеют и многие водные и, в частности, интересные для медиков прудовики. При описании кровеносной системы амфибий неправильно указывается порядок расположения отделов сердца (предсердие, венозная пазуха, желудочек) и очень неясно — порядок отхождения сосудов. Недоумение вызывает утверждение, что у амфибий протоки семенников впадают в почку (стр. 277). Без указания на дифференцировку почки на два отдела, из которых половой находится в связи с семенником, это утверждение может дать совершенно превратное представление. Недопустимые погрешности допущены при описании кровеносной системы рептилий, где указывается, что легочная артерия, по которой течет венозная кровь, начинается от левой половины желудочка.

Переходя теперь к четвертой и последней части, посвященной эволюционному учению, следует сказать, что этот отдел учебника является наиболее удачным как по общей своей конструкции, так и по ясности и последовательности изложения материала. Здесь я ограничусь немногими замечаниями. Прежде всего недостаточно четко излагается естественный отбор — один из наиболее трудных для понимания студентов вопросов. Хорошо показана борьба за существование, приведены примеры, но из описания не видно, какое значение для естественного отбора имеют изменчивость и наследственность. О них говорится значительно раньше, в самом начале изложения теории Дарвина. Очень мало говорится о дивергенции, и почему-то не используется схема Дарвина, поясняющая этот процесс, которая приводится в учебнике дальше, на стр. 369. Ничего не говорится о коррелятивной изменчивости. В разделе «значение учения Дарвина» не подчеркнут диалектический характер теории и в то же время стихийность его диалектики. Отсутствуют новейшие данные о предках человека: не упоминается о вторичных находках питекантропа, об интереснейших находках неандертальцев в Крыму. О неандертальцах в учебнике говорится вообще очень мало. При изложении вопроса о наследственности у человека следовало бы дать понятие о евгенике и показать ее реакционность.

Вот далеко не полный перечень подмеченных недостатков учебника. Приведенные данные заставляют признать, что новое издание книги проф. Бляхера не вполне обеспечивает прохождение на должном уровне зоологического и паразитологического материала курса общей биологии.

А. Скабичевский

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Под. к печ. 10. VII. 1948. А-06469 Печ. л. 5

Уч.-изд. л. 7,6 Зак. 935 Тираж 3000 экз.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунтам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2 Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов.)

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.